ISSN 1346-9894

水研センター研報
Bull.Fish.Res.Agen.

水産総合研究センター
研究報告

10
平成16年3月

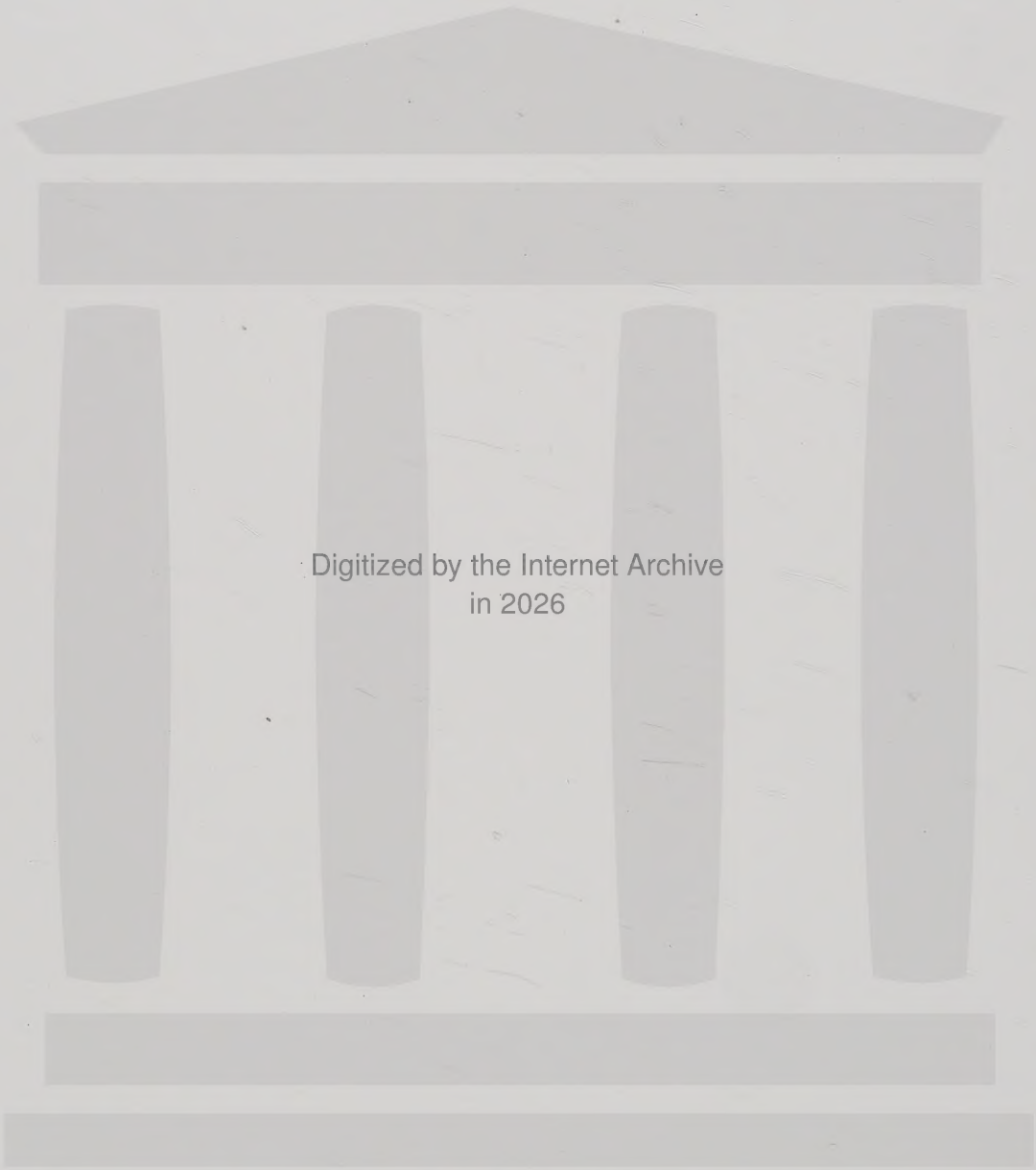
BULLETIN OF FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 10
March 2004

Library
Pacific Islands Fisheries Science Center
Nat'l Marine Fisheries Service

Received 22 Jun 2004

独立行政法人 水産総合研究センター
神奈川県横浜市
FISHERIES RESEARCH AGENCY
Yokohama, Kanagawa, Japan



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/bulletin-japan-fisheries-research-education-agency_2004-03_10

水産総合研究センター研究報告

第10号　　平成16年3月

目　次

（報　文）
キハダ人工種苗の相対成長と尾骨の形成
清水弘文・塩澤　聡 …… 1

（技術報告）
網地結節および脚へのナンバーリング手法の開発
久保　敏 …… 8

（短　報）
浅海域に放置した刺網の形状の変化
松下吉樹・本多直人・藤田　薫・渡部俊広 …… 15

（博士号論文）
海産哺乳類を中心とした生態系モデリングのための数理統計学的研究
岡村　寛 …… 18

（和文要旨）…… 101

水研センター研報，第10号，1－7，平成16年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 10, 1-7, 2004

キハダ人工種苗の相対成長と尾骨の形成

清水弘文[*1]，塩澤　聡[*2]

Allometry and development of caudal skeleton of hatchery-reared yellowfin tuna *Thunnus albacares*

Hirofumi SHIMIZU[*1] and Satoshi SHIOZAWA[*2]

Abstract Yellowfin Tuna *Thunnus albacares* reared at Ishigaki Station, Japan Sea-Farming Association in May and June 1997 were examined to clarify the allometry and the developmental osteology of the caudal skeleton on 298 specimens. Fishes ranged in length from 3.1 to 40.8mm TL and in age from two to 30 days after hatching. A total of 73 wild juveniles were measured allometry in eight characters.

A growth winding point in allometry of hatchery-reared Yellowfin Tuna was observed in fishes from 10 to 15mm TL. Significant differences were found between wild and hatchery-reared fishes regarding allometry in eight characters measured.

The components of the caudal skeleton first appeared in fishes at 5.75mm TL. Ossification began at 11.30mm TL at the point of neural and haemal spines of pleural centrum 4. All the components of the caudal skeleton appeared at 31.50mm TL and half of them were ossified by that time.

Key Words: *Thunnus albacares*, Yellowfin Tuna, growth, caudal skeletonation

水産庁と遠洋水産研究所が中心となり，1970年から3カ年計画で始められたマグロ類養殖技術開発企業化試験の一環として，キハダ*Thunnus albacares*の人工授精および人工種苗の飼育試験が試みられ，ふ化後20日までの飼育に成功した（森ら，1971）。1973年以降もこの試験研究は継続され，1976年にはふ化後37日までの飼育に成功している（原田ら，1980）。この試験研究では発育初期におけるキハダの形態変化について報告されている。1986年からは日本栽培漁業協会（現水産総合研究センター栽培漁業部）でキハダの種苗生産試験が開始され[*3]，1997年にはふ化後55日までの飼育に成功しており，中間育成を陸上水槽と海上生け簀で行った際の顕著な成長差が報告されている[*4]。以上のようにキハダ人工種苗に関する試験研究は数多くなされているものの，その相対成長に関する報告は極めて少なく（Kaji *et al.* 1999），成長初期における骨格の形成に関する報告は見あたらない。また，澤田ら（1997）はクロマグロ人工種苗の成長が生産年度によって異なることを報告しており[*5]，マグロ類では生産年度による成長差，人工種苗と天然魚との成長差が存在する可能性が考えられる。

本研究ではキハダ人工種苗の成長初期における相対成長を明らかにするとともに天然仔稚魚との比較を行った。また，人工種苗については，形態異常が比較的多

2004年2月6日受理（Received on February 6, 2004）
水産総合研究センター業績 A 第48号（Contribution No. A 48 from the Fisheries Research Agency）
*1 西海区水産研究所石垣支所　〒907-0451　沖縄県石垣市字桴海大田148-446（Ishigaki Tropical Station, Seikai National Fisheries Research Institute, 148-446 Fukai Ohta, Ishigaki 907-0451, Japan）
*2 水産総合研究センター栽培漁業部小浜栽培漁業センター（旧(社)日本栽培漁業協会小浜事業場）　〒917-0117　福井県小浜市泊26号松前（Obama Station, Japan Sea-Farming Association, Matsumae 26 Tomari, Obama 917-0117, Japan）
*3 升間主計，1991: キハダ。日本栽培漁業協会事業年報，平成5年度，pp.50-52.
*4 塩澤　聡，1999: キハダ。日本栽培漁業協会事業年報，平成9年度，pp.206-211.
*5 澤田好史，岡田貴彦，向井良夫，米島久司，宮下　盛，村田　修，熊井英水，1997: 人工孵化クロマグロの初期発育その成長と骨格形成．平成9年度日本水産学会春季大会講演要旨集，p.110.

発すると思われる尾骨（清水，藤田，1985; 清水，1987; 清水，竹内，2002）の形成過程を観察し，記載した。

材料と方法

本研究で用いたキハダ仔稚魚の親魚は日本栽培漁業協会八重山事業場（現水産総合研究センター栽培漁業部八重山栽培業行センター）地先の生け簀で養成されていた5歳魚である。1997年5月1，2日に自然産卵によって得られた受精卵を100Lふ化水槽で1晩ふ化管理を行い，沈下卵を取り除いた後，浮上卵31万粒をコンクリート製，八角形の60 m^3水槽に収容し，ふ化した仔魚225,000尾を種苗生産用に飼育した。その際のふ化率は72.6%であった。卵の収容時の水温は25℃とし，その後は27℃を維持するよう調温した。餌料系列は，ふ化後2日目からS型ワムシ，8日目からL型ワムシ，13日目からアルテミア，15日目からハマフエフキ*Lethrinus nebulosus*のふ化仔魚，18日目からシラスミンチ，19日目からスジアラ*Plectropomus leopardus*の冷凍卵とし，各段階でオーバーラップするように給餌した。なお，ふ化後22・23日目にはハマフエフキふ化仔魚が不足したため，ガザミ幼生を与えた。ワムシとアルテミアの栄養強化は油源（キリンビール，200g/m^3）と冷蔵濃縮のナンノクロロプシスで行った。また，シラスミンチには総合ビタミンを添加した。以上のように飼育したキハダ仔稚魚を適宜取り上げ，ふ化後2～30日，全長3.1mm～40.8mmの298尾を材料として用いた（Fig. 1）。取り上げた仔稚魚は5%海水ホルマリンで固定後，実体顕微鏡下でマイクロメーターまたはノギスによって0.01mmの単位まで外部形態の計測を行い，相対成長について検討した。また，Dingerkus and Uhler（1977）の方法に準じて軟骨・硬骨二重染色透明標本を作成し，尾骨の形成過程を実体顕微鏡下で観察し，記載した。骨格の名称は藤田（1990）およびPotthoff（1974）に従った。相対成長については天然仔稚魚との比較を行った。比較に用いた天然仔稚魚は南西諸島周辺海域において1999年と2000年の5月に鹿児島大学所属の敬天丸により，口径130cmのまる稚ネットの表層曳きで採集された全長5.1～12.7mmの15尾，1999年の6月に遠洋水産研究所所属の俊鷹丸により，ボンゴネットの傾斜曳きで採集された全長4.3～4.7mmの3尾，2000年の6月に西海区水産研究所所属の陽光丸により，口径150cmの稚魚ネットの表層曳きで採取された全長3.8～9.5mmの55尾の計73尾である（Table 1）。

結　果

相対成長

人工種苗では全長に対する頭長，吻長，上顎長，下顎長および体高の相対値は全長約10mmまで急速に増加し，その後漸減した（Fig. 2 A, C, D, E, G）。眼径では，全長約15mmまで徐々に増加し，それ以降漸減した（Fig. 2 B）。肛門前部長では全長約14mmまで徐々に増加し，それ以降はほぼ一定となった（Fig. 2 F）。尾柄高では全長約10mmまでは急速に増加し，10mmから15mm付近まで急減し，その後漸減した（Fig. 2 H）。

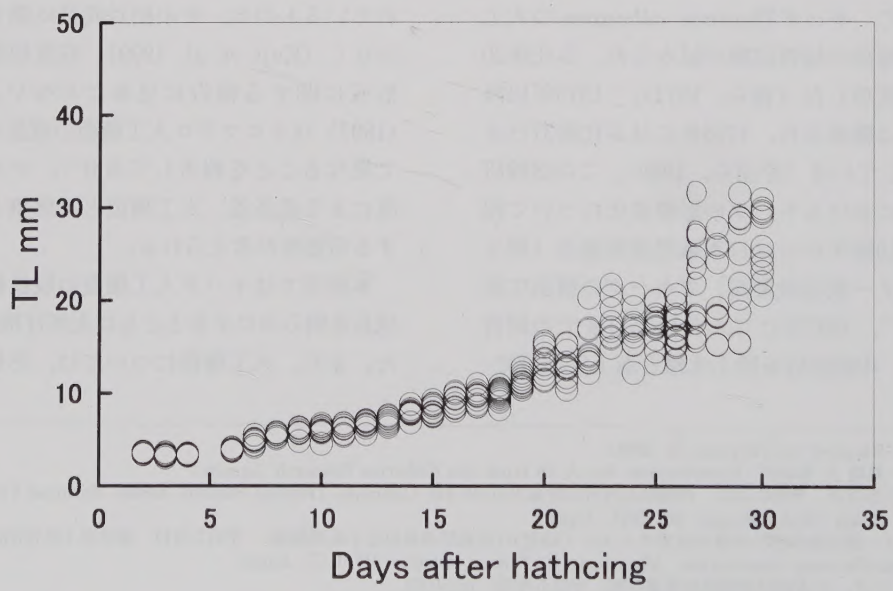


Fig. 1. Growth of reared fish samples

Table 1. Sampling records of *Tunnus albacares* on wild fish data used in this study

Date	Location		Gear/Method	No. of individuals	TL mm	Res. ves.
May 13, 1999	24°21.0′N	125°47.2′E	maruchi-net/surface	3	9.0-10.0	Keiten Maru
May 15, 1999	24°55.5′N	126°32.7′E	maruchi-net/surface	2	7.9-9.4	Keiten Maru
Jun. 22, 1999	28°45.7′N	129°03.6′E	bongo-net/oblique	2	4.3-4.7	Shunyo Maru
Jun. 28, 1999	28°00.2′N	130°00.7′E	bongo-net/oblique	1	4.3	Shunyo Maru
May 15, 2000	23°54′N	124°38′E	maruchi-net/surface	2	8.5-12.7	Keiten Maru
May 15, 2000	24°00′N	124°30′E	maruchi-net/surface	2	5.3-5.5	Keiten Maru
May 15, 2000	24°04′N	124°29′E	maruchi-net/surface	2	5.3-5.9	Keiten Maru
May 16, 2000	24°10′N	124°34′E	maruchi-net/surface	3	5.4-7.1	Keiten Maru
May 16, 2000	24°14′N	124°32′E	maruchi-net/surface	1	5.1	Keiten Maru
Jun. 5, 2000	24°20′N	125°20′E	larva-net/surface	2	5.0-5.4	Yoko Maru
Jun. 5, 2000	24°40′N	125°00′E	larva-net/surface	4	4.1-6.3	Yoko Maru
Jun. 5, 2000	24°40′N	124°50′E	larva-net/surface	2	5.5-6.0	Yoko Maru
Jun. 5, 2000	24°30′N	125°00′E	larva-net/surface	4	5.5-8.9	Yoko Maru
Jun. 5, 2000	24°20′N	125°10′E	larva-net/surface	8	4.5-6.7	Yoko Maru
Jun. 5, 2000	24°20′N	125°00′E	larva-net/surface	2	5.2-5.5	Yoko Maru
Jun. 6, 2000	24°30′N	124°50′E	larva-net/surface	2	5.6-6.1	Yoko Maru
Jun. 6, 2000	24°20′N	124°50′E	larva-net/surface	2	4.1-4.5	Yoko Maru
Jun. 6, 2000	24°00′N	124°50′E	larva-net/surface	2	4.3-4.7	Yoko Maru
Jun. 6, 2000	23°50′N	124°40′E	larva-net/surface	2	5.5	Yoko Maru
Jun. 7, 2000	24°10′N	124°40′E	larva-net/surface	4	4.9-9.5	Yoko Maru
Jun. 7, 2000	24°20′N	124°30′E	larva-net/surface	7	3.9-6.7	Yoko Maru
Jun. 7, 2000	24°00′N	124°40′E	larva-net/surface	5	4.0-5.2	Yoko Maru
Jun. 7, 2000	24°00′N	124°30′E	larva-net/surface	1	5.2	Yoko Maru
Jun. 7, 2000	24°00′N	124°20′E	larva-net/surface	2	4.7-6.0	Yoko Maru
Jun. 7, 2000	23°50′N	124°30′E	larva-net/surface	3	4.5-7.7	Yoko Maru
Jun. 8, 2000	23°50′N	124°20′E	larva-net/surface	2	3.8-6.0	Yoko Maru
Jun. 8, 2000	24°10′N	124°10′E	larva-net/surface	1	6.8	Yoko Maru

天然魚と人工種苗の成長を比較するため，天然魚と同じ全長範囲から天然魚と同数の人工種苗を無作為抽出し，横軸に全長，縦軸に頭長，眼径，吻長，上顎長，下顎長，肛門前部長，体高および尾柄高をそれぞれとり直線回帰させた後，共分散分析によって傾きとｙ切片に関する差の検定を行ったところ，天然魚と人工種苗では頭長，眼径，吻長，上顎長，下顎長，肛門前部長および体高において傾きに有意差が認められた（$p<0.001$）。尾柄高では傾きに有意差は認められなかったものの，ｙ切片において有意差が認められた（$p<0.001$）。すなわち，今回計測した８形質のいずれの形質においても天然魚と人工種苗の間で成長に有意差が認められた。特に，頭長，体高および尾柄高は人工種苗にくらべ天然魚で大きい傾向が伺えた。

尾骨の形成

全長5.75mm（5.50mm NL），ふ化後８日で第１，第２下尾骨が出現した（Fig. 3 A）。全長5.80mm（5.53 mm NL），ふ化後９日で準下尾骨が出現した（Fig. 3 B）。全長6.50mm（6.32mm NL），ふ化後10日で第３，第４下尾骨および尾鰭椎前第２椎体血管棘が出現し，第１，第２下尾骨が癒合した（Fig. 3 C）。全長7.10mm（6.85mm NL），ふ化後11日で第１，２上尾骨，尾鰭椎前第３，第４椎体神経棘および血管棘が出現し，脊索後端の上屈が始まった（Fig. 3 D）。全長7.50mm（6.90 mm NL），ふ化後12日で特化神経弓門が出現した（Fig. 3 E）。全長8.50mm（7.50mm SL），ふ化後14日で第５下尾骨および尾部棒状骨が出現し，脊索後端の上屈が完了した（Fig. 3 F）。全長10.4mm（9.20mm SL），ふ化後16日で尾鰭椎前第２，第３，第４椎体が出現し，第３，第４下尾骨が癒合した（Fig. 3 G）。全長11.30mm（9.98mm SL），ふ化後17日で尾鰭椎前第４椎体血管棘および神経棘先端が骨化した（Fig. 3 H）。全長13.20mm（11.45mm SL），ふ化後19日で尾神経骨が出現した（Fig. 3 I）。全長15.15mm（13.05mm SL），ふ化後20日で尾鰭椎前第２～４椎体神経棘および血管棘，準下尾骨，第２～４下尾骨および特化神経弓門の各基部が骨化し，第２，第３下尾骨が癒合した。また，尾鰭椎前椎体血管棘後軟骨が出現した（Fig. 3 J）。全長20.50mm（17.7mm SL），ふ化後25日で上尾骨の骨化が始まった（Fig. 3 K）。全長31.50mm（27.30mm SL），ふ化後29日で尾鰭椎前椎体神経棘後軟骨が出現し，尾骨を構成する骨要素が全て出そろった。この段階で尾骨を構成する骨要素のほぼ半分が骨化した（Fig. 3 L）。

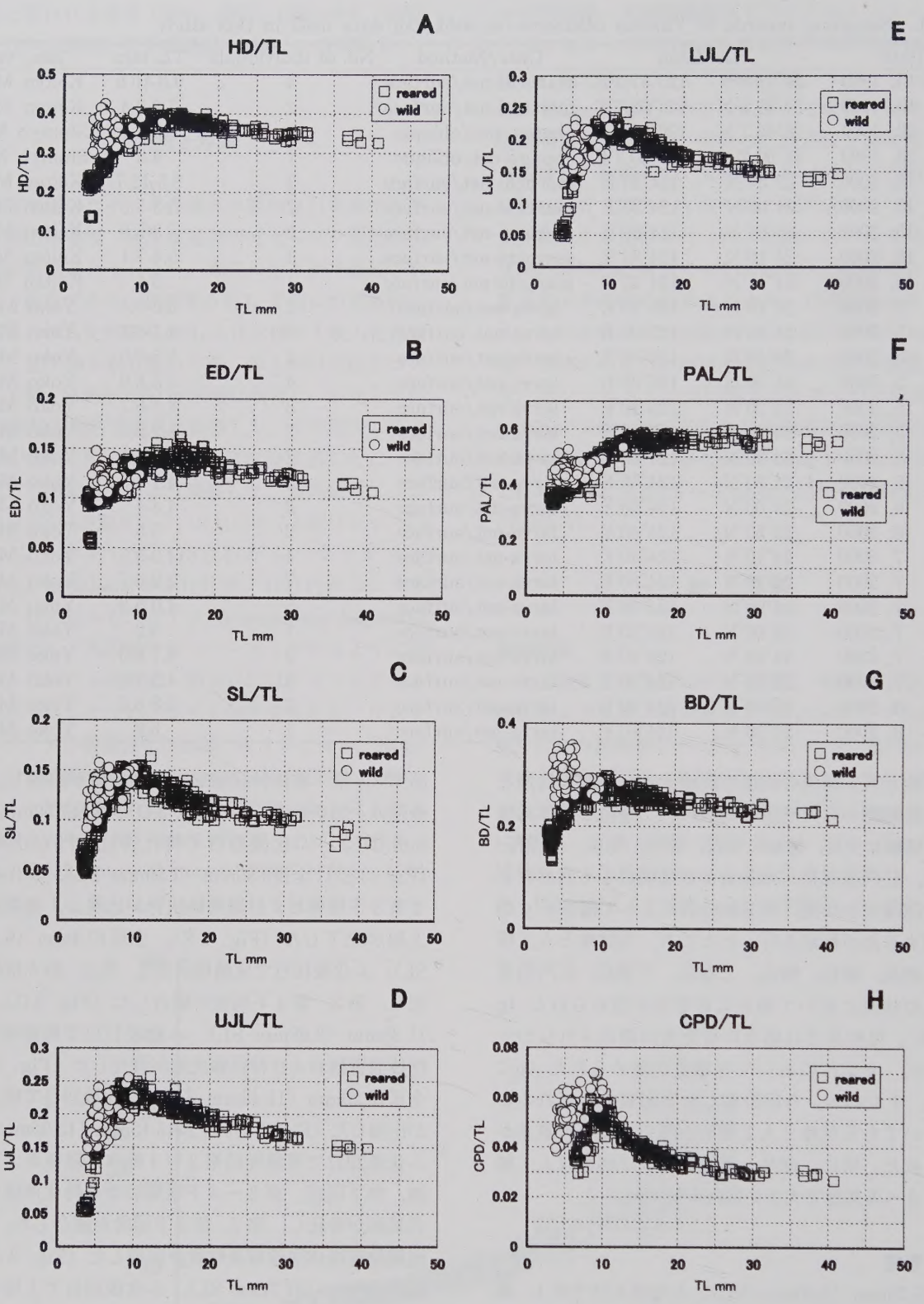


Fig. 2. Allometry of larvae and juveniles of *Thunnus albacares*. A: Relationship of the ratio of head length (HL) to total length (TL) and TL, B: relationship of the ratio of eye diameter (ED) to TL and TL, C: relationship of the ratio of snout length (SL) to TL and TL, D: relationship of the ratio of upper jaw length (UJL) to TL and TL, E: relationship of the ratio of lower jaw length (LJL) to TL and TL, F: relationship of the ratio of preanal length (PAL) to TL and TL, G: relationship of the ratio of body depth (BD) to TL and TL, H:relationship of the ratio of caudal peduncle depth (CPD) to TL and TL. ○; wild, □; reared.

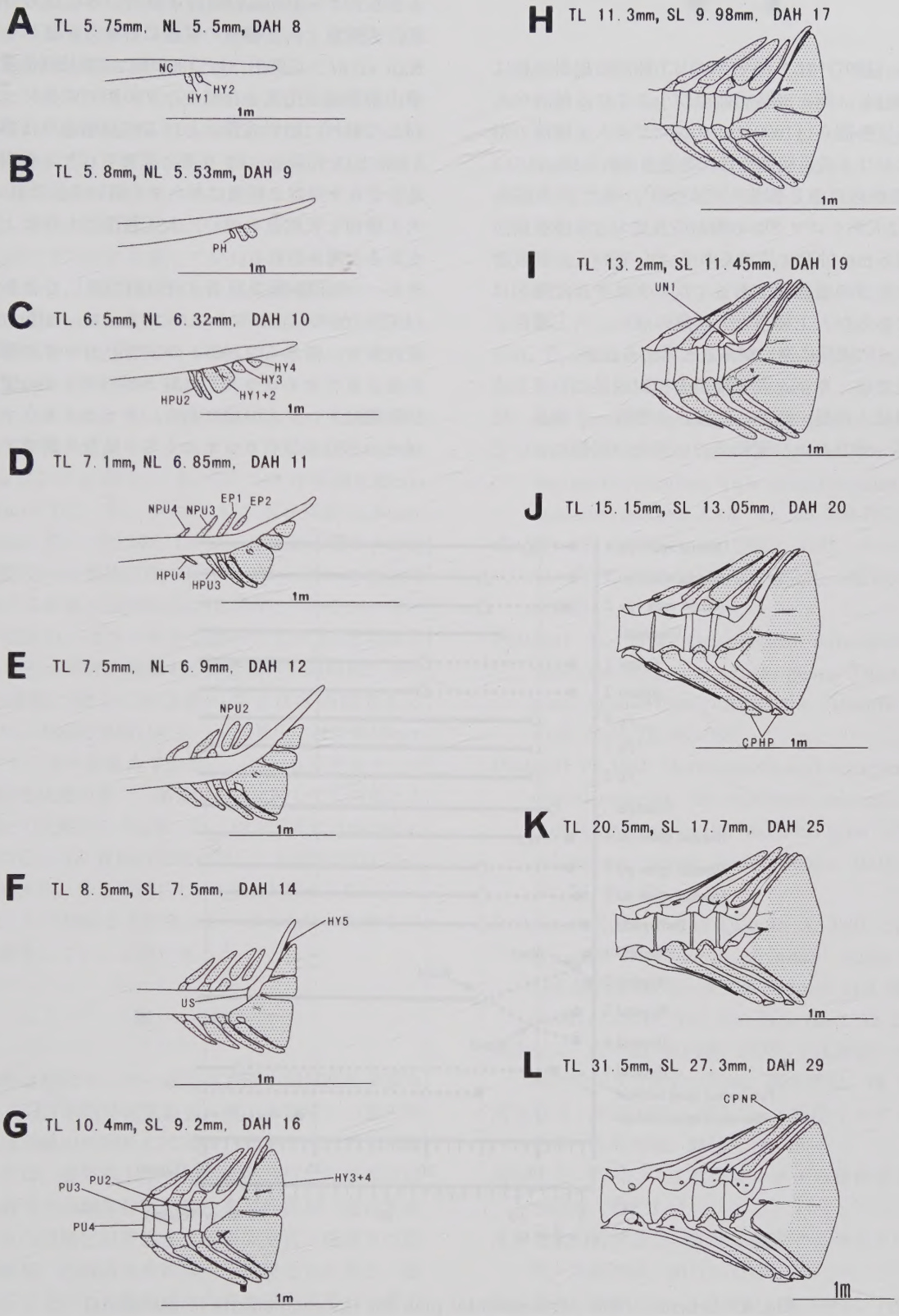


Fig. 3. Development of caudal skeleton in *Thunnus albacares*. The stippled areas show cartilage. The open area shows the ossified portions. cphpu, post-haemal spine cartilage of pleural centrum; cpnpu, post-neural spine cartilage of pleural centrum, EP, epural; HPY, haemal spine of pleural centrum; HY, hypural; NC, notochord; NPU, neural spine of pleural centrum; PH, parhypural; PU, pleural centrum; UN, uroneural; US, urostyle, DAH stands for days after hatching.

考　察

澤田ら（1997）はクロマグロ人工種苗の相対成長について検討し，年々成長屈曲点が小さくなる傾向があることを[*5]升間ら（1999）はクロマグロ人工種苗の相対成長における成長屈曲点は，全長8mmと13mmの2カ所に認められると報告している[*6]。また，魚谷ら（1990）は天然クロマグロの相対成長における成長屈曲点は全長5mm付近に認められるとしている。このように，キハダの近縁種であるクロマグロでは，原因は未解明であるが人工種苗と天然魚の違い，人工種苗でも年によって成長に違いがあると考えられる。

本研究では，キハダ人工種苗の相対成長における成長屈曲点は，頭長，眼径，吻長，上顎長，下顎長，肛門前部長，体高および尾柄高のいずれの形質においても全長10から15mmの間の1カ所のみに認められ，また，天然魚と人工種苗の成長に有意差が認められた。Kaji *et al.*（1999）は，1996年に日本栽培漁業協会八重山事業場で生産されたキハダの相対成長について検討しており，相対成長における成長屈曲点は体長4～5mmと11～14mmの2カ所に認められたと報告している。クロマグロと同様にキハダの相対成長においても，人工種苗と天然魚の違い，人工種苗でも年による違いがあると考えられる。

キハダ近縁種の尾骨の形成に関してはPotthoff（1975）がタイセイヨウマグロ*Thunnus atlanticus*の天然魚で，清水ら（1998）が飼育ハガツオで報告している。タイセイヨウマグロおよびハガツオの尾骨の構成要素はキハダと同様である。タイセイヨウマグロではキハダおよびハガツオにくらべ尾骨を構成する要素

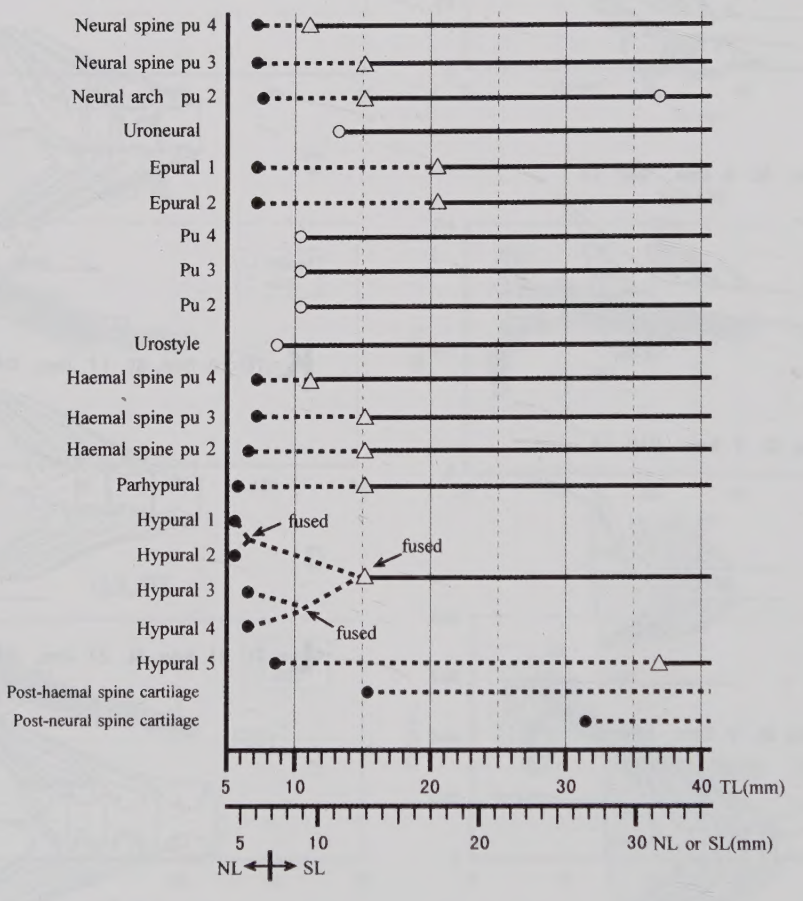


Fig. 4. Scheme of the developmental plan for the components in the caudal skeleton of *Thunnus albacares*. ●, component appearance; △, initial ossification; ○, complete ossification; Broken line, cartilaginous stage; Solid line, ossification.

[*6] 升間主計，手塚信弘，河村功一，岡内正典，細谷和海，1999: クロマグロ仔稚魚骨格形成と異常について．平成9年度日本水産学会春季大会講演要旨集，p.110.

の出現体長は小さく，脊索長5.1mmで癒合した第1および第2下尾骨，第3下尾骨，準下尾骨，尾鰭椎前第2，第3．および第4椎体血管棘が出現している。これに対し，キハダでは脊索長5.50mm（5.75mm TL）で第1，第2下尾骨が出現し，ハガツオでは脊索長5.68mm（6.00mm TL）で第1，第2，第3下尾骨および準下尾骨が出現している。その後の尾骨を構成する骨要素の出現，骨化の進行状況もタイセイヨウマグロはキハダおよびハガツオに比較して早い。3種の間でもっとも異なるのは，尾部棒状骨および尾鰭椎前第2～4椎体出現時期で，タイセイヨウマグロでは脊索長6.5mmで尾部棒状骨が出現しているのに対し，キハダでは脊索長7.50mm（8.50mm TL）で，ハガツオでは脊索長9.20mm（10.40mm TL）で出現している。尾鰭椎第2～4椎体ではタイセイヨウマグロは脊索長7.8～8.2mmで出現するのに対し，キハダでは脊索長9.20mm（10.40mm TL）で，ハガツオでは脊索長10.80mm（12.56mm TL）で出現している。尾部棒状骨および尾鰭椎前第2～4椎体以外ではキハダとハガツオの尾骨を構成する要素の出現体長はほぼ同じであるが，骨化の進行状況はハガツオの方が体長で2～3mm程度早い。しかし，尾骨を構成する骨要素の出現順位，骨化の進行過程に関しては3種の間でほぼ同様である（Fig. 4）。本研究で用いたキハダ天然魚では全長10mm以上のサンプルが極めて少なく，10mm以下のサンプルでは染色状態が悪く，尾骨の形成に関して天然魚と人工種苗との比較ができなかった。相対成長には差が認められたことから，骨格の形成に関しても差が認められる可能性があり，今後検討していかなければならない。

また，人工種苗を天然魚に近づけるため，飼育方法等の改善をしていく必要があろう

謝　辞

水産総合研究センター栽培漁業部小滿目栽培漁業センター（旧日本栽培漁業協会八重山事業場）の廣川潤場長には原稿の校閲をして頂いた。キハダの天然稚魚の採集では，鹿児島大学の松岡達郎教授，安楽和彦助教授、敬天丸の嶋田起宣船長，東政能船長，遠洋水産研究所の山田陽巳温帯性まぐろ研究室長，俊鷹丸の飯田惠三船長，西海区水産研究所所属陽光丸の築山一雄船長，石垣支所の矢野和成沖合資源研究室長，小菅丈治主任研究官にご協力頂いた。また，統計処理については石垣支所沿岸資源研究室の栗原健夫研究員にご協力頂いた。ここに記して深謝の意を表する。

文　献

Dingerkus, G. and Uhler L. D. , 1977: Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Tecnol.*, **52**, 229-232.

藤田　清，1990：魚類尾部骨格の比較形態図説，東海大学出版会，東京，pp.430-433.

原田輝雄，村田　修，小田誠二，1980：キハダ仔稚魚の飼育と形態の変化。近畿大学農学部紀要，**13**，33-36.

Kaji T., Tanaka M., Oka M., Takeuchi H., Ohsumi S., Teruya K., and Hirokawa J., 1999: Growth and morphological development of laboratory-reared yellowfin tuna *Thunnus albacares* larvae and early juveniles, with special emphasis on the digestive system. *Fish. Sci.*, **65**, 700-707.

森　慶一郎，上柳昭治，西川康夫，1971：キハダ人工ふ化・飼育における仔魚の形態変化．遠洋水研報，**5**，219-231.

Potthoff T., 1974: Osteological development and variation in young tunas, genus *Thunnus* (Pisces, Scombridae), from the Atlantic Ocean. *Fish. Bull.* **72**, 563-588.

Potthoff T., 1975: Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the black fin tuna (*Thunnus atlanticun*, pisces, Scombridae). *Bull. Marine Sci.* **25**, 205-231.

Rodriguez-Roda J. and Dicenta A. 1981: Spawning grounds of *Thunnus thynnus, Auxis thazard* and *Sarda sarda* off the Spanish and Moroccan coasts. *Collect. Vol. Sci. Pap. Iccat.* **15**, 278-283.

清水弘文，荒井寛，竹内健，1998：人工採苗ハガツオの相対成長及び尾骨の形成．西水研報，**76**，11-18.

清水弘文，藤田矢郎，1985：人工採苗イシダイの骨格異常．水産増殖，**33**(**3**)，149-156.

清水弘文，1987：人工採苗クロダイの骨格異常．東海水研報，**122**，1-11.

清水弘文，竹内宏之，2002：飼育クロマグロの骨格異常．水産増殖，**50**(**1**)，71-78.

魚谷逸朗，斉藤　勉，平沼勝男，西川康夫，1990：北西太平洋産クロマグロ*Tunnus thynnus* 仔魚の食性．*Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 713-717.

水研センター研報，第10号，8－14，平成16年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 10, 8-14, 2004

技術報告

網地結節および脚へのナンバーリング手法の開発

久保　敏*

Development of a method for numbering the knots and bars of netting

Satoshi KUBO*

Abstract In the field of fishing, there have been several traditional uses of netting (fishing nets) seen over the years . To achieve further development and improvement, experimentation using a field survey or tank test is required. Recently, some attempts at numerical simulation to determine netting movement have taken place. In numerical simulations of this type, each knot and twine(bar) of the netting must be numbered. Generally, when a net texture is laid flat, the knots and bars of the net are placed in orderly rows. Therefore, in the case of simple net-texture shapes, this work is not too difficult and can even be done manually.

However, if this work could be done with a computer, the task of numbering various net shapes would become easier and faster.

This document is a report on a method for numbering the knots and bars of variously shaped net textures with a computer by applying Cauchy's integral formula in a complex number field. After numbering is completed using this method, the data is processed in order to obtain a form that can be used for numerical simulation. Also, one example of sea-surface crawl-netting moored by ropes is shown in the first paragraph of the computer simulation.

Key words: Cauchy's formula, automatic numbering, netting movement, computer simulation

我が国では，沿岸から沖合にかけて各種の養殖業が営まれている。魚類養殖では，海面付近に設置された生簀（合成繊維等の網地，枠材，浮体およびロープなどで構成）が使用されている。一方，網漁具の改良・開発について，従来は現地実験あるいは水槽実験などをもとに試行錯誤的に行われる傾向があった。生簀や網漁具は一般に流体からの抗力，あるいは網糸（脚）に働く張力など複雑な力学的関係により形状が保たれているが，流体中でのそれらの形状や運動については未知の面が多い。しかし最近，こうした分野で数値シミュレーションによる解析の試み（Theret *et al.*, 1992; 久保，1998; Rong *et al.*, 2002; 高木ら，2002; Katsuya *et al.*, 2003）が行われている。そのような数値シミュレーションがより発展し，流体中でのそれらの形状や運動に関するより細かい情報を得ることが可能になれば，例えば，生簀の水中での形状の解明や，係留ロープにかかる力を推定することができ，より合理的な設計の手懸かりを得ることができる。

さて，網地で構成された生簀や漁具の水中での挙動に関する数値シミュレーションを行う際，事前の準備として網地の各結節へ識別番号を付し，この番号をもとに計算処理を進める方法が合理的である。前述の網漁具の数値シミュレーションに関する文献でも多くは結節ごとに運動方程式を作成し，その軌跡を求めるこ

2003年12月15日受理（Received on December 15, 2003）
水産総合研究センター業績 A 第46号（Contribution No. A 46 from the Fisheries Research Agency）
* 水産工学研究所　〒314-0421　茨城県鹿島郡波崎町海老台7620-1 (National Research Institute of Fisheries Engineering. Ebidai 7620-1, Hasaki, Kashima, Ibaraki, 314-0421, Japan)

とに重点を置いて記述されている。

3次元的形状を持つ生簀網のような複雑な網構造物を対象として各結節に識別番号（あるいは位置座標）を付すことは一般的には繁雑な作業となる。そこで，まず2次元である平面状の網地を適当な形状に切り取り，必要な枚数を組み合わせ（縫い合わせ）て3次元的な形状を有する生簀網を組み立てることを想定した。

平面上に置かれた自然の状態の網地の結節および脚は一定の間隔で規則正しく並んでおり，特に正方形や長方形のようなシンプルな形状の模型網程度の場合では各結節等に識別番号を付す作業は若干の工夫をすれば，手作業でも特に難しいことではない。また計算機による方法として，外形を構成する線分の上下，左右等を指定し，条件に合う結節を見いだす方法がまず第一に考えられる。しかし形状が複雑となり，特に凹凸を含むような場合は，その判定プログラムは複雑となり，また形状ごとに新たにプログラムを組み直す必要がある。

ここでは任意形状の網地であっても，外形の形状を指定し定式化された計算を行うのみで，これらの作業が可能となる方法として複素関数の分野で用いられるコーシーの積分公式を応用した手法を試みた。さらに，この結果を海面に係留された生簀に応用した例について報告する。

方　　法

本報告では，最終的に5枚の長方形の網地で構成される生簀網を想定する。2次元の網地から必要な部分を裁断する場合，計算処理上，結節が裁断された網地の内部にあるか外部にあるかを判定する必要がある。また，この様にして必要な網地を構成する結節と判定された場合はそれに識別番号を与え，かつ位置座標を対応させる。以下のその取り扱いについて述べる。

結節に識別番号を付与する方法

ある点（本論の場合，結節の位置）が閉曲線で囲まれた内部にあるか外部にあるかを数値的に表す場合，閉曲線に沿って一周する線積分の値が“1”か“0”になるコーシーの積分公式の性質が応用できると考えられる。コーシーの積分公式として，ここでは次式を用いる。

$$f=\frac{1}{2\pi i}\oint\frac{dz}{z-\zeta} \qquad (1)$$

ここで，

z: 閉曲線上の点座標（複素数）

ζ:閉曲線の内部，あるいは外部にある点の座標（複素数）

を示す。

Fig. 1 に示すように閉曲線 c に沿って反時計回りにこの積分を行うと，ζ が閉曲線 c の内部にある場合と外部にある場合とでは積分値 f の値が異なり，次の様になる。

ζが閉曲線 c の内部にある場合：　$f=1$　　(2)

ζが閉曲線 c の外部にある場合：　$f=0$

この性質を応用して，Fig. 2 に示すように平面状に広げられた網地上に閉曲線に相当する一定形状の外形枠を当てはめ，結節座標を ζ として，この点の f の値を求める。結節がこの枠の内部にあると判断された場合には必要とする網地を形成する結節であるとして扱い，外部に有ると判断された場合は排除する。複素数表示を用いて，

$$z=x+iy \qquad (3)$$
$$\zeta=\xi+i\eta$$

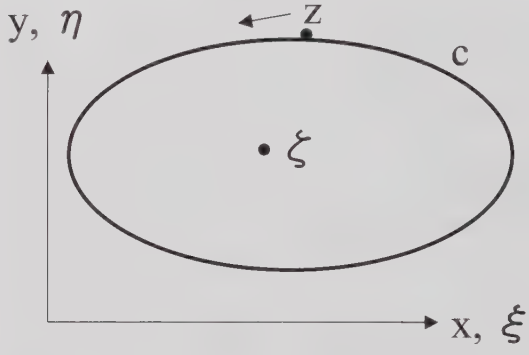


Fig. 1. Complex plane for Cauchy's integral formula

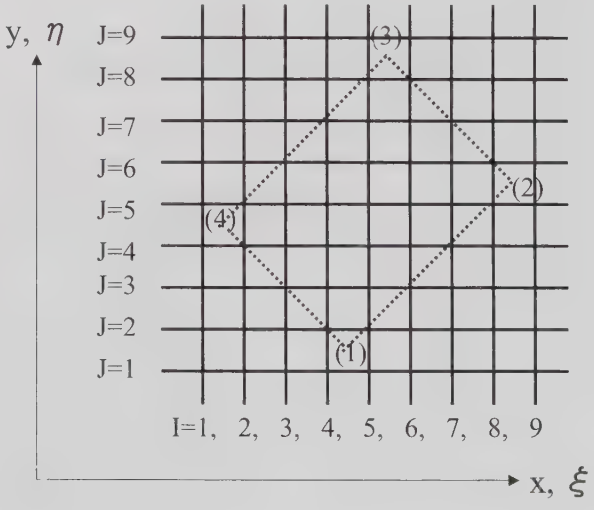


Fig. 2. Net texture arrangement and coordinates

とおくと（1）式は次式となる。

$$f=\frac{1}{2\pi}\oint\frac{\{(x-\xi)dy-(y-\eta)dx\}-i\{(x-\xi)dx+(y-\eta)dy}{(x-\xi)^2+(y-\eta)^2} \tag{4}$$

上式の値は複素数であるが閉曲線を一周する積分結果は0か1の実数となり，虚数部は常に0となる。このため上式の実数部分のみを取り出しgとおけば，次式となる。

$$g=\frac{1}{2\pi}\oint\frac{(x-\xi)dy-(y-\eta)dx}{(x-\xi)^2+(y-\eta)^2} \tag{5}$$

この積分を計算機で行うため閉曲線を離散化して近似的に次のような和で表す。

$$g\fallingdotseq\frac{1}{2\pi}\sum_n\frac{(x_{(n)}-\xi)\Delta y_{(n)}-(y_{(n)}-\eta)\Delta x_{(n)}}{(x_{(n)}-\xi)^2+(y_{(n)}-\eta)^2} \tag{6}$$

閉曲線に沿う微少な線分の長さをΔsとし，Δsが横軸となす角を$\theta_{(n)}$とすれば，以下のように表される。

$$\Delta x_{(n)}=\Delta s\cdot\cos\theta_{(n)} \tag{7}$$
$$\Delta y_{(n)}=\Delta s\cdot\sin\theta_{(n)}$$

よって（6）式は次式となる。

$$g\fallingdotseq\frac{1}{2\pi}\sum_n\frac{\Delta s\{(x_{(n)}-\xi)\sin\theta_{(n)}-(y_{(n)}-\eta)\cos\theta_{(n)}\}}{(x_{(n)}-\xi)^2+(y_{(n)}-\eta)^2} \tag{8}$$

結節の位置を（I, J）の組で表し，座標は（I=1, J=1）の位置を基準と仮定し次式で計算した。

$$\xi=l_0(I\text{-}1) \tag{9}$$
$$\eta=l_0(J\text{-}1)$$

ここで，l_0は脚長を表す。

一方，閉曲線上の座標（$x_{(n)}$, $y_{(n)}$）および微少線分の角度は次のように求めた。例えばFig. 2で示す長方形の頂点1（x_1, y_1）から頂点2（x_2, y_2）に向かう辺の場合は，

$$\text{辺の長さ: } L_{12}=\sqrt{(x_2-x_1)^2+(y_2-y_1)^2} \tag{10}$$
$$\text{余弦: } \cos\theta_{(n)}=(x_2\text{-}x_1)/L_{12}$$
$$\text{正弦: } \sin\theta_{(n)}=(y_2\text{-}y_1)/L_{12}$$
$$\text{座標: } x_{(n)}=x_1+n\Delta s\cdot\cos\theta_{(n)}$$
$$y_{(n)}=y_1+n\Delta s\cdot\sin\theta_{(n)}$$
$$1\leqq n\leqq\text{nint}(L_{12}/\Delta s)$$

ただしnは整数で，nintはかっこ内の小数点以下を四捨五入することを意味する。

各結節での計算結果

ここでは，まず本方法の数値計算上の判定精度について模型網規模について検討した結果について述べる。一つの例としてFig. 2に示すように，閉曲線として破線で示す頂点1, 2, 3, 4で囲まれる長方形（20cm×15cm, l_0=3.54cm）を外形枠とした網地の場合について今回の方法で計算した結果を以下に示す。ここでは，Δsは0.01cm, 0.1cm, 1.0cmの3種類で計算し，その大きさによる影響を確認した。(8)式でgの値を計算する時，結節位置が閉曲線上にある場合は分母が0になるため計算できない。この時は閉曲線内部に含まれるとして処理した。計算された結果をすべての結節について示すのは煩雑であるので5列目（I=5）の場合について示す（Table 1）。

内部に含まれると判定された結節に順に識別番号を付し，同時にこの結節の位置を表す（I, J）の組，および位置座標のデータを作成した例をTable 2に示す。

結節の位置関係

前述の作業によって網地を形成している結節，およびその位置情報が得られた。次にこれらの結節の互い

Table 1. Calculation result at each Δs value (in case of I=5).

Position		Calculated g			Judgment
I	J	Δs=0.01cm	Δs=0.1cm	Δs=1.0cm	(0: Ext., 1: Int.)
5	1	3.228E-04	3.225E-03	3.223E-02	0
5	2	*1.000000	*1.000000	*1.000000	1
5	3	1.000059	1.000579	1.004994	1
5	4	1.000013	1.000114	1.000539	1
5	5	0.9999993	0.9999933	0.9993478	1
5	6	1.000010	1.000114	1.000539	1
5	7	1.000059	1.000579	1.004993	1
5	8	*1.000000	*1.000000	*1.000000	1
5	9	3.226E-04	3.225E-03	3.223E-02	0

* means that the knot is on a border and its value is set

の位置関係をより詳しく把握するためTable 2 を用いて，網地を形成しているある結節に隣接する結節の個数と，それらの識別番号を調べる。位置 (I, J) で示される結節を中心として，その周囲には一般に以下に示す4カ所の結節が存在する（Fig. 3）。

$$(I, J+1), (I-1, J), (I, J-1), (I+1, J) \quad (11)$$

これら4カ所それぞれについてTable 2 のデータに含まれる場合は必要とする網地を形成している結節と判断する。そして最終的に中心の結節 (I, J) に隣接する結節の個数およびそれらの識別番号を示すデータを作成する（Table 3）。

脚へ識別番号を付与する方法

網地形状の運動シミュレーションにおいては，各結節に質量が集中していると仮定し，脚に働く張力，流体抵抗等はこの質量に作用するとして各結節ごとに運動方程式を作成するのが一般的である。この時，例えば脚に働く張力を計算した場合，その値を両端の結節に互いに逆になるように与える，また脚に働く流体抵抗を計算した場合についても，その値を両端の結節に働くように割り振る。こうした作業を全脚について行った後，最終的に各結節ごとに作用する力の合力を求め運動方程式を解くことになると考えられる。このため，次のようにして脚に識別番号を与える。

Table 3 に示される中心の結節と隣接する結節の関係を用いて，中心の結節と隣接する結節の識別番号の大きさを比較し，隣接する結節の識別番号が大きい場合には，この結節同士の組み合わせに番号を与え，それを脚の識別番号とする。逆に隣接する結節の識別番号のほうが小さい場合は，すでにこの組み合わせの脚には識別番号が付されているとして新たな番号を付与しない。これにより同一の脚に再度識別番号を与えることが避けられる。この作業を行うことによって各脚に順に識別番号が付されると同時に，脚両端の結節の識別番号を知ることができる。その結果をTable 4 に示す。

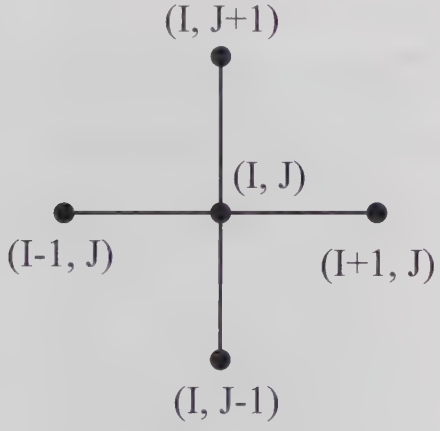


Fig. 3. Knot arrangement around a center knot

Table 2. Each knot position and coordinate value

Knot number	I	J	x-axis (cm)	y-axis (cm)
①	2	4	7.1	14.1
②	2	5	7.1	17.7
③	3	3	10.6	10.6
④	3	4	10.6	14.1
⑤	3	5	10.6	17.7
⑥	3	6	10.6	21.2

(The rest is omitted.)

結果と考察

結節および脚に対する識別番号の付与結果

以上の手順に従ってFig. 2 で示される平面状の網地から長方形の菱目網を取り出した結果をFig. 4 に示す。○印で囲まれた1から31までの数字で示す結節が指定された長方形の枠の内部に有り網地を形成していると判定され，また各結節を結ぶ脚にも1から48まで識別番号が付され，かつ脚両端の結節番号についてのデータを作成することが可能となった。

判定条件

今回，閉曲線に沿う微少な線分の長さを Δs を3種類変化させその大きさによる影響を調べた。その結果，いずれの場合もほぼ理論通りの値を示し Δs の違いによっても特別な大きな変化は見られず判定は比較的容易であった。(8)式は無次元であり単位の影響は無いが，問題となるのは必要な網地形状を決めた後，その外形枠

Table 3. Center knot and the neighboring knots (See Fig. 4)

Center knot number	Quantity of neighboring knots	Neighboring knot numbers
①	2	②, ④
②	2	①, ⑤
③	2	④, ⑧
④	4	⑤, ①, ③, ⑨
⑤	4	⑥, ②, ④, ⑩
⑥	2	⑤, ⑪

(The rest is omitted.)

に相当する線が結節のごく近くを通る場合の取り扱いである。判定基準の設定の仕方で内部，外部の判定が異なる場合もあり得る。今回用いた判定基準は，計算機による数値計算上の制約から外形枠の線上から結節までの距離が微少な値δ(cm)未満の場合には線上にあると判定した。また，閉曲線に沿う微少な線分の長さを便宜上$\Delta s=\delta$と設定し，且つ$\delta<l_0/2$とした。この時，(8)式による計算結果が$g>0.5$の値を示した場合，外形枠の内部にあり網地を構成するために必要な結節であると判定した。

他形状の網地の場合

以上，平面状の網地から長方形の菱目網を取り出す例を示したが，その他に参考までに正3角形，円形の2種類の網地を裁断し，各結節，および脚に識別番号を付した例を示す（Fig. 5）。Fig. 2の座標系に正3角形の外形枠を設定し，前述の方法により各結節および脚に識別番号を付した。網地は結節と脚により成り立っているため，当然ながら正確な正3角形の形状は得られない。特に周辺部分で凹凸を生じる。また，図中の正3角形の頂点1，2，3の近くに黒色の三角形で示した点を示している。これは初期の計算では網地を構成する結節と判定されたものであるが，これらは全て隣の結節と1本の脚でしか結ばれておらず，実質的に網地としての意味をなさない。前述の「方法」の中の「結節の位置関係」の項で得られた結果から，隣接する結節の個数が1個の場合は，この結節は排除している。外形が円形状の場合も同様である（結節数が多いため一部の識別番号のみを記載した）。

このことは，複数の網地を網構造物として組み立てる場合，互いの網地の辺と辺を対応させる場合に問題となる。例えば2枚の網地のある辺と辺を対応させる場合，互いの結節の数が同じであればそれぞれを対応

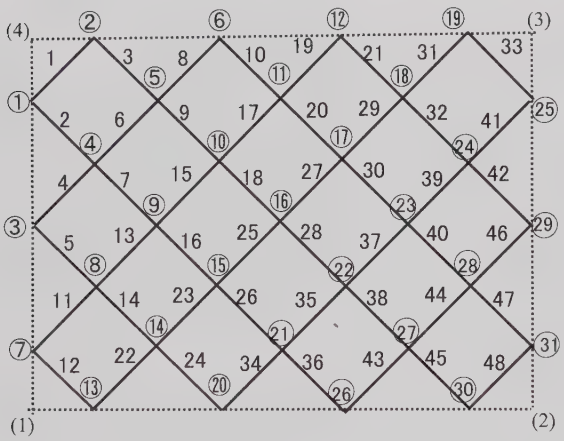


Fig. 4. Final numbering of each knot and bar

Table 4. Bar number and knots at both ends

Combination of knots		Bar number
Center knot number	Neighboring knot number	
①	②	1
①	④	2
②	①	ignored
②	⑤	3
③	④	4
③	⑧	5
④	⑤	6
④	①	ignored
④	③	ignored
④	⑨	7

(The rest is omitted.)

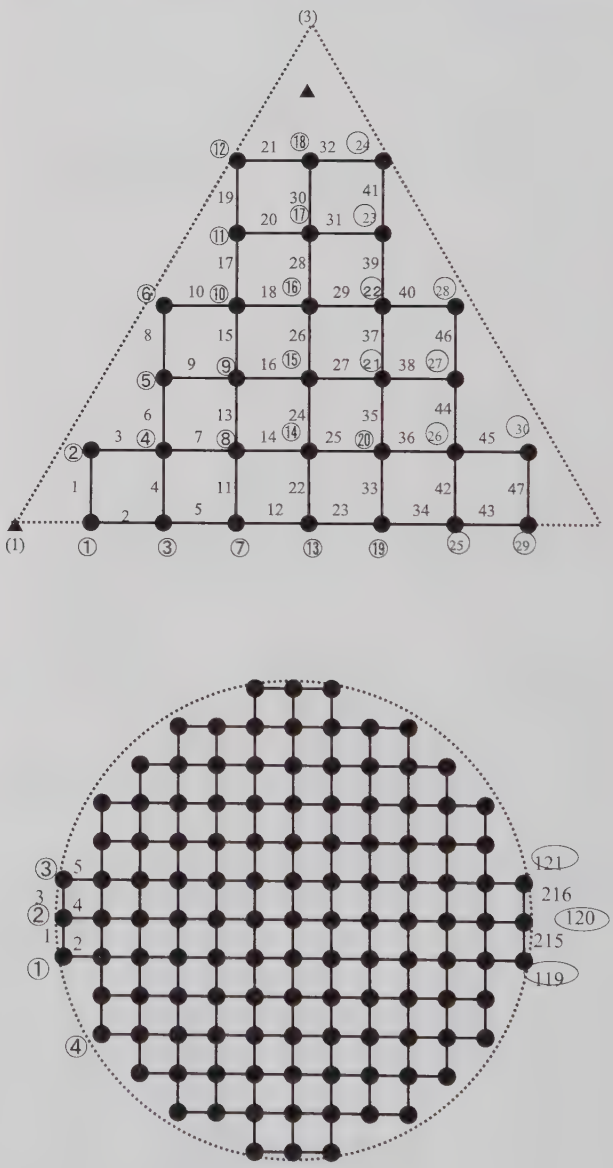


Fig. 5. Examles of other net texture shapes (upper: regular triangle, lower: circle).

させればよい。これは，長方形や，正方形のように辺を形成する結節が規則正しく並んでいる場合には比較的容易であるが，例えば，三角形の辺と長方形の辺を対応させる場合には互いに辺を構成する結節の数が異なる場合があり得るため，計算機上での取り扱いが複雑となる。こうした取り扱いについては今後の問題とする。

実物規模の網地の場合

前述までの結果は模型網程度の規模を想定した結果であるが，さらに実物規模の網地に対して本方法の有効性を検証した。ここでは10m×10m(脚長l_0=3.54cm)の比較的大きな網地を想定し，これをFig. 2 の座標系に外形枠として設定した。なお，Δsの影響も同時に調べ，計算条件としてΔsを，0.01, 0.1, 1 cmの 3 通りとした。その計算結果の一例として，この正方形の網地のほぼ中央部分（対角線）を通る線上（I=222）にある結節での計算値 g の値をFig. 6 に示す。

3 通りのΔsの値に対して，いずれの場合も結節の位置が外形枠の外部（$1 \leqq J \leqq 21$と$422 \leqq J \leqq 442$）と内部（$22 \leqq J \leqq 421$）では明確に計算値 g の値が異なり，実物規模の網地の場合についても，本方法は有効である。また，この程度のΔsの値の違いは判定結果に殆ど影響しないことがわかった。

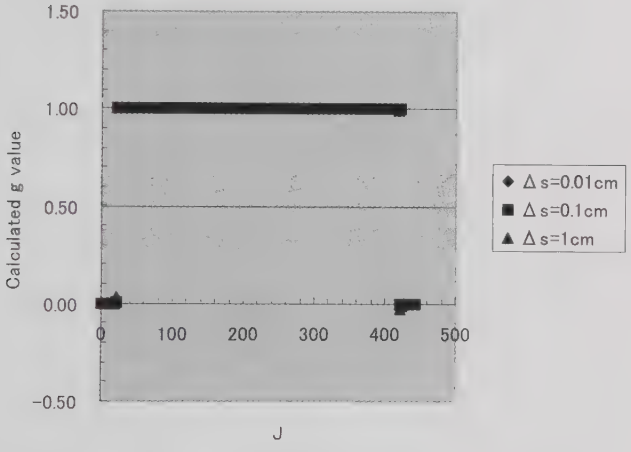


Fig. 6. Calculated result g for a big net plate (10m×10m, l_0=3.54cm). (Ext.:1-21, Int.: 22-421, Ext.: 422-442)

発展的応用の可能性

以上の結果の応用として，5 枚の菱目網の網地を組み立て直方体状の箱網を作成することを試みた。各網地の寸法はTable 5 の通りである。

5 枚の網地は前述の処理を経た後，Fig. 7 に概要を示す様に網地番号 3 を底面とし，その周辺に他の 4 枚の網地が側面となるように配置すると同時に，座標軸に対し直角になるように回転し箱形の網地形状を作成した例をFig. 8 に示す。また，これを海面に設置した生簀に応用した例をFig. 9 に示す。ここでは前述の手続きを経て得られた網地を生簀網として 2 個並べ海面に配置し，係留ロープで海底に固定した例を示した。

結　　言

生簀等の網漁具の運動について数値シミュレーションを行うに先立って，複素関数の分野のコーシーの積分公式の性質を応用して，定式化された計算を行うことにより網地を形成する結節および脚に自動的に識別番号を付し，且つそれらの位置関係を表す方法を検討し，その有効性を確認した。

今回は長方形の菱目網のみでなく正 3 角形，円形，及び比較的大きな正方形の網地にも対応できることを示したが，さらに，複雑な形として例えば中央部分に穴があいたようなドーナツ形状をした網地に対しても基本的には同じ考え方で対応が可能であると考えられる。ただ特殊な網地形状として脚長の幅の細長い切れ込みが有るような場合には，この部分に含まれる脚には識別番号の付与は不要であるケースが有るため，この場合は特別な対応が別途必要となる。

また今回の成果の応用として 5 枚の長方形の網地の結節，脚に連続した識別番号を付した後，各結節の位置座標を座標変換等を用いて 3 次元的形状の箱形に組み立て，これを生簀網として海面に浮かべ，その水中での挙動について数値シミュレーションを行える前段階までの道筋を示すことができた。

Table 5. Specifications of each net texture

Net texture number	Width		Height		Total number	
	Length(cm)	Meshes	Length(cm)	Meshes	Knots	Bars
1	60	12	80	16	412	768
2	100	20	60	12	512	960
3	100	20	80	16	676	1280
4	100	20	60	12	512	960
5	60	12	80	16	412	768

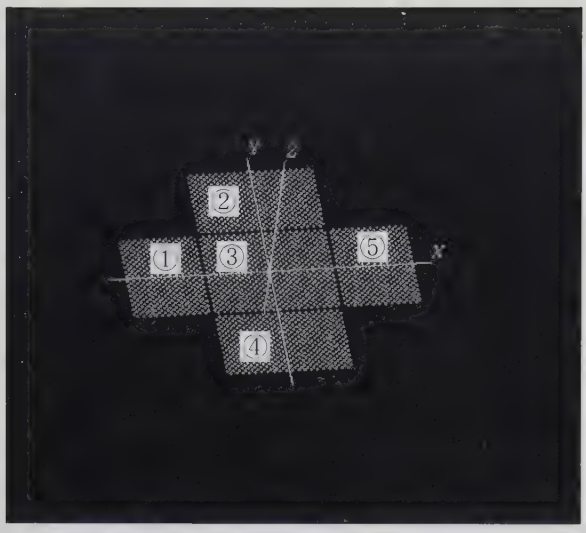


Fig. 7. 5 Net textures at the coordinates

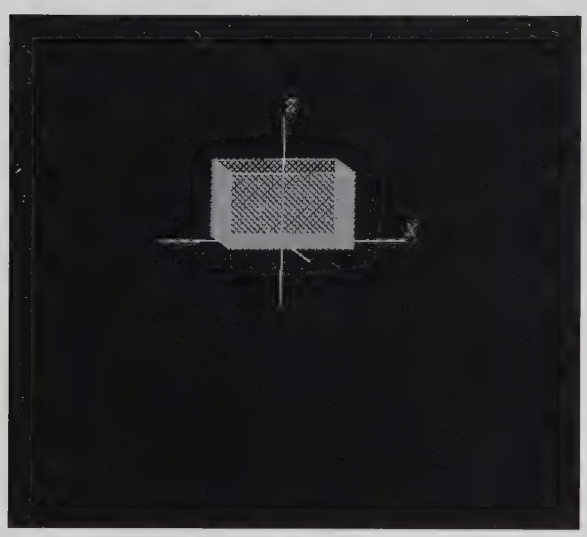


Fig. 8. Constructed netting box

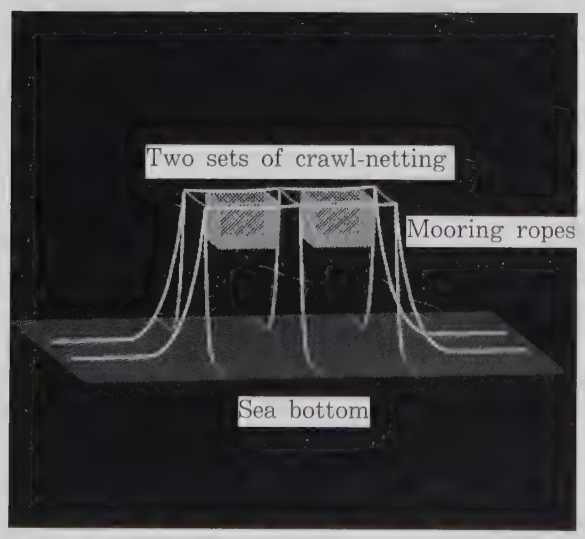


Fig. 9. Model case of sea-surface crawl-netting moored by ropes at the sea bottom

文 献

Katsuya S., Tsutomu T., Takashi S., Tomonori H., Katsutaro Y., and Katsuaki N., 2003: Validity and visualization of a numerical model used to determine dynamic configurations of fishing nets. *Fish Sci,* **69**, 695-705.

久保 敏, 1998: 流体中での網地の運動に関する考察. 日水学会中部支部大会講演要旨集, pp.9-10.

高木 力, 2002: 数値計算による柔構造物形状と運動の推定,「漁具物理学」(松田皎編), 成山堂書店, 東京, pp.161-185.

高木 力, 鈴木勝也, 平石智徳, 2002: 網地の形状と運動に関する数値シミュレーション手法の開発. 日水誌, **68**, 320-326.

Rong W., Fuxiang H., and Tadashi T., 2002: A static analysis of the tension and configuration of submerged plane nets. *Fish. Sci,* **68**, 815-823.

Theret F. and Marichal D., 1992: Determination of reticulate. structure shapes and tensions placed in a uniform current, in "Design of Marine and Offshore Structures" (ed. by Murthy T. K. S. and Alaez J. A.), Computational Mechanics Publications, Boston, pp.799-813.

水研センター研報，第10号，15－17，平成16年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 10, 15-17, 2004

短　報

浅海域に放置した刺網の形状の変化

松下吉樹*，本多直人*，藤田　薫*，渡部俊広*

Time series changes in gillnets abandoned at shallow water

Yoshiki MATSUSHITA*, Naoto HONDA*, Kaoru FUJITA*,
and Toshihiro WATANABE*

Abstract Sink gillnets of different 3 designs were set for 20-37 days in Tateyama-bay, Chiba. Gilled/entangled organisms and net configurations were recorded by diving observations. Total 27 individuals of fish and crustaceans were observed on the gillnets within 14 days after deployments for all gillnets. Net areas, which keep proper mesh openings between sinker and float lines decreased gradually, and finally whole float lines contacted with the seafloor for all gillnets. These changes in net area imply degradations of two capture functions, interception of fish paths and enmeshment, but not for entanglement.

Key Words: sink gillnet, ghost fishing, diving observation, net configuration

漁業者の管理から離れて水中に残された漁具が生物を獲るゴーストフィッシングと呼ばれる現象がわが国でもかご漁具で確認されている（Matsuoka, 2000）。底刺網漁業はかご漁業と同様に漁具を海底に一定期間設置するが，回収用のロープが切断されたり，漁具が海底に掛かることも多く，漁具の価格が比較的安いことから十分な回収努力が行われずにそのまま水中に残される可能性がある。

ゴーストフィッシングは，漁具が生物を漁獲する機能を維持する間に起こるので，生物の死亡数を定量的に推定・評価するためには，逸失漁具の数量の把握とともにその漁具の漁獲機能の経時変化を評価する必要がある。刺網漁具は生物を漁獲するために，水中のある特定の層を網地で遮り，そこを通過しようとする生物を網目に刺させる，または絡ませる機能を持つ。この特定の層を遮断する網地の面積を有効網地面積と呼ぶと，有効網地面積の変化は刺網の漁獲機能の変化に関連するものと考えられる。本研究では水中に放置した底刺網漁具に羅網した生物と網成りを潜水観察によって定期的に調べ，底刺網漁具の有効網地面積の経時変化に関する知見を得たので報告する。

実験は2002年７月から９月にかけて，千葉県館山湾奥部の水深3.5～７mの水域で実施した。この水域の海底は泥質で，甲殻類を対象とした底刺網漁業が行われている。この地域で一般的に使用されるマルチフィラメント刺網漁具２種類（平均目合76.0mmおよび134.3mm，以降，これらの漁具をそれぞれ標準網および大目網と称す）とモノフィラメント刺網漁具１種類（平均目合76.4mm，以降，テグス網と称す）の沈子綱が長さ10mとなるように切断し，末端部を通常の刺網と同様に処理したものを本実験では１反として扱い，それぞれの浸漬期間を１つの実験として５回の実験を行った（Table 1）。これらの刺網１または２反を両端を錘で固定して設置し，その後１～10日間の間隔で潜水観察を行い，羅網した生物種の確認と体長測定および羅網位置を記録した。ただし，やどかり類Diogenidaeについては，水中での体長計測が困難であったため個体の計数と羅網位置の記録だけを行った。また，網成りの変化は，次に示す方法で求めた。

刺網の設計上の網面積Aは次の式で求められる。

$$A = W \cdot M \cdot \sqrt{(1-H^2)} \cdot D \qquad (1)$$

ここで，Wは網の全長，Mは目合，Hは縮結，Dは網高さ方向の網目の数である。

潜水観察時には，網の末端から長さ方向に１m間隔でマーキングした浮子綱の位置において，十分に広が

2003年12月５日受理（Received on December 5, 2003）
水産総合研究センター業績 A 第45号（Contribution No. A 45 from the Fisheries Research Agency）
* 水産工学研究所　〒314-0421　茨城県鹿島郡波崎町海老台7620-1 (National Research Institute of Fisheries Engineering. Ebidai 7620-1, Hasaki, Kashima, Ibaraki, 314-0421, Japan)

り漁獲機能を維持していると考えられた網目の目数を計数した。そして設置してからt日経過後のマーキングした浮子綱の位置iと$i+1$の間の有効網地面積$A_{t,i,i+1}$を次の式で近似した。

$$A_{t,i,i+1}=w\cdot M\cdot\sqrt{(1-H^2)}\cdot(D_i+D_{i+1})/2 \quad (2)$$

wは1 m，$D_{t,i}$と$D_{t,i+1}$は位置iと$i+1$における漁獲機能を維持していると考えられた網目の目数である。したがって刺網の設計上の網面積に対するt日経過後の有効網地面積の比R_tは，

$$R_t=\sum_{i=1}^{10} A_{t,i,i+1}/A \quad (3)$$

で表せる。このR_tを網成りを表す指数とした。

実験＃1～4では海底から立ち上がって展開する網目が無くなり（$R_t=0$），新たな生物の羅網が認められなかった潜水観察が2回連続した時点で，刺網を回収した。これは$R_t=0$が認められた観察から14～15日後に相当する。実験＃5では$R_t=0$となってから新たな漁獲が観察されなかった6日後に刺網の回収を行った。また，刺網から約5 m離れた水深4 mの位置に流向流速計（アレック電子ACM-8M）を係留して，実験期間中の流れを10分間隔で計測した。

5回の実験で合計27個体の魚類と甲殻類が刺網に羅網した（Table 2)。これらの生物は種と大きさおよび羅網位置の記録から，個体識別が可能であった。羅網した生物数は標準網（実験＃1と＃5）で最も多く，テグス網（実験＃3と＃4），大目網（実験＃2）の順に少なくなった。特に，大目網にはボラ*Mugil cephalus*が1個体羅網しただけで，甲殻類の羅網は観察されなかった。

本研究では観察間隔の設定によって，羅網した時期と魚体が消失した時期の推定にある幅が生じる。例えば，実験＃5で羅網したマゴチ *Platycephalus indicus* は，刺網を設置して6日後の観察で羅網した死亡個体が確認され，その8日後の観察では骨格だけが認められた。したがってマゴチは刺網設置後0～6日の間に羅網し，その後8日経過する間に筋肉部が消失したと推定される。このようにして観察された生物が羅網した時期を算出すると，25個体は設置後7日間以内に羅網した。一方，ボラ1個体とタイワンガザミ*Portunus pelagicus* 1個体はそれぞれ刺網設置後8～12日と7～14日の間に羅網した。観察は最短でも20日間実施したので，設置してから14日目以降には新たな生物の羅網が起こらなかったことになる。しかし，羅網した後に網から脱落したり，被食や腐乱によって体が消失した生物は観察間隔によっては見落とされる可能性がある。例えば，羅網が確認されたやどかり類2個体（実験＃1）は羅網が確認された翌日の潜水には観察されなかったので，これらの個体は網から脱落したと考えた。観察の時間間隔を長く設定した場合にはこのような羅網－脱落個体が見落とされる可能性がある。また，上述のマゴチを含む魚類3個体は発見時にすでに貝類と甲殻類による摂食が観察され，次の観察時までの間に筋肉部が消失していたので，本実験では羅網－消失個体も過小評価となった可能性がある。

刺網漁具は，時間経過とともに浮子綱が海底へ沈下して海底から立ち上がっている網面積が減少した(Fig. 1)。標準網は設置後2～5日の間にR_tが0.2以下に急激に小さくなり，14～17日後の観察で$R_t=0$が確認された。また，テグス網も設置後5日以内にR_tが0.1以下となり，15～21日後の観察で$R_t=0$が認められた。

Table 1. Details of sink gillnets and observation period

Exp. No.	Mean mesh size (mm)	Buoyancy of floats (g-f/10m)	Observation duration
＃1	76.0	73	July10～Aug.16 (37 days)
＃2	134.3	70	July10～Aug.16 (37 days)
＃3	76.4	36	Aug.1～Sept.5 (35 days)
＃4	76.4	36	Aug.1～Sept.5 (35 days)
＃5	76.0	73	Aug.16～Sept.5 (20 days)

Diving observations were carried out on July 10, 11, 12, 17, 22, 27, Aug. 1, 6, 16, 22, 30 and Sept. 5.

Table 2. Species gilled/entangled during the experiments

Species	Exp. No.	Size or number	Estimated period (days)	
			Captured	/ Lost after captured
Mugil cephalus	＃1	41cmFL	8－12	0－5
	＃1	48cmFL	3－7	20－25
	＃2	62cmFL	3－7	15－20
	＃5	28cmFL	0－6	0－8
Platycephalus indicus	＃5	34cmTL	0－6	0－8
Portunus pelagicus	＃5	132mmCW	7－14	－
	＃5	123mmCW	0－6	－
	＃5	132mmCW	0－6	－
	＃5	130mmCW	0－6	－
Panulirus japonicus	＃3	70mmCL	0－5	－
	＃4	55mmCL	0－5	0－10*1
Diogenidae	＃1	12 indiv.	0－2	0－1*2
	＃3	3 indiv.	0－5	－
	＃4	1 indiv.	0－5	－

FL: fork length; TL: total length; CW: carapace width; CL: carapace length
*1 not observed at next dive
*2 Two individuals were not observed at next dive

一方，大目網は浮子綱の高さが比較的長期に渡って維持され，設置後12日目までR_tは0.5以上の値を保ち，22日後の観察で$R_t=0$が確認された。Fig. 1中の実線部分は生物が羅網したと推定される期間を表す。生物の羅網はすべて，刺網が海底から立ち上がっている$R_t>0$の期間に起こり，$R_t=0$となってからの羅網は認められない。標準網とテグス網は生物が多数羅網した設置後6日間以内の時期に網面積の急激な減少が生じ，沈下が始まった部位はやどかり類やタイワンガザミおよびイセエビが羅網した位置とよく一致した。したがって，これらの刺網の網面積の急激な減少は主に，羅網した生物が逃れようと活動した結果，周辺の網地を巻き絡めて生じたものと考えられる。一方，大目網（実験＃2）には設置後3～7日の間にボラ1個体が羅網しただけで，比較的長期に渡って浮子綱の高さを維持したが，最終的には$R_t=0$となった。実験期間中に観測された流速の99%は10cm/s以下の緩やかな流れであったが，これらの流れの網成りへの影響に加えて，波浪および漂流物や付着物などの影響も今後検討する必要がある。

英国（Kaiser *et al.*, 1996）とポルトガル（Erzini *et al.*, 1997）の沿岸において行われた本研究と同様の実験においても，羅網した生物数は刺網を設置してから時間経過とともに急激に減少した。しかし，これらの研究では刺網の網面積は時間経過とともに減少したものの，観察終了（15週間と9カ月間）まで完全に沈下することはなかった。一方，本研究ではすべての刺網が設置してから15～27日後には$R_t=0$となった。これは上述した生物と環境の影響に加えて，漁具の仕様，特に浮子綱の浮力の違いによる影響も考えられる。本研究で使用した標準網と大目網の浮子の浮力は，わが国で使用される刺網のなかでも小さい（九州・山口ブロック水試漁業分科会，1974）。また，テグス網のそれはさらに小さい。一方，Kaiser *et al.*（1996）とErzini*et al.*（1997）の研究では浮子の浮力についての記載はないが，一般に欧州で用いられる刺網の浮子の浮力は本研究で用いた刺網に比べて2～9倍大きく（Anon., 1994），この浮力の相違が網の沈下に影響した可能性がある。

本研究では$R_t=0$となり，ある期間が経過しても新たな生物の羅網が観察されなかった時点で実験を終了した。$R_t=0$となったことは刺網の持つ生物を羅網させるための機能のうち，海底から離れて移動する生物の通路を遮る機能と生物を網目に刺させる機能が無くなったことを意味し，本研究における実験条件下ではこれらの機能が比較的短い期間で低下することが明らかとなった。しかし，巻き固められた網地でも，遊漁で使用される短冊状の網を束ねた，いわゆる「かに網」と同様の生物を網に絡ませる機能は維持される可能性がある。したがって，甲殻類などを網に絡ませる機能の経時変化を詳細に把握するためには，より長期の観察が必要であろう。

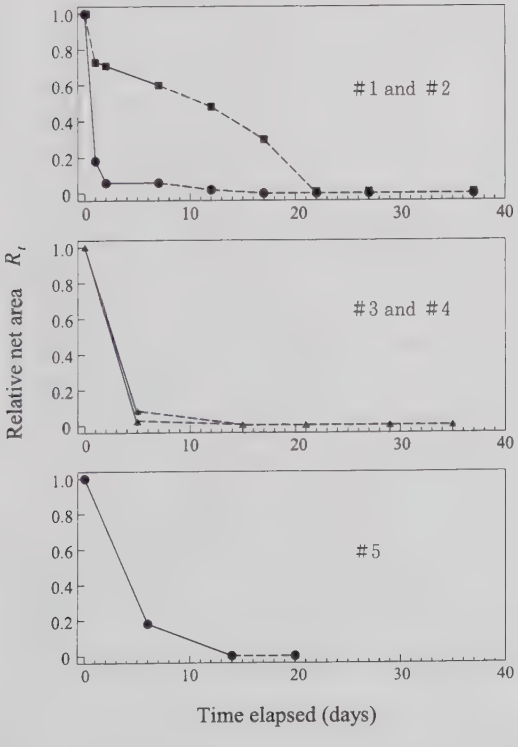


Fig. 1. Changes in relative net area after net deployment. ● 76.0mm net; ■ 134.3mm net; ▲ 76.4mm net; Solid lines show period of captured, and dotted lines, period of no catch.

参考文献

Anon., 1994: FAO catalogue of small-scale fishing gear, Fishing News Books, Surrey, pp.128-136.

Erzini K., Monteiro C. C., Ribeiro J., Santos M. N., Gaspar M., Monteiro P., and Borges T.C., 1997: An experimental study of gill net and trammel net 'ghost fishing' off the Algarve (southern Portugal). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **158**, 257-265.

Kaiser M. J., Bullimore B, Newman P, Lock K, Gilbert S., 1996: Catches in 'ghost fishing' set nets. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **145**: 11-16.

九州・山口ブロック水試漁業分科会，1974：西日本海域における刺網漁業，恒星社厚生閣，東京，pp.145-152.

Matsuoka T., 2000: Estimation of ghost-fishing mortality and its evaluation, In: Arimoto T, Haluan J. (eds), Sustainable Fishing Technology in Asia towards the 21st Century, Proceedings of the International Seminar in Aug. 1999 at Bali-Indonesia, TUF International JSPS Project, Tokyo, pp. 373.

水研センター研報，第10号，18－100，平成16年
Bull. Fish. Res. Agen. No. 10, 18-100, 2004

博士号論文

海産哺乳類を中心とした生態系モデリングのための数理統計学的研究[*1]

岡村　寛[*2]

A statistical study for ecosystem modeling focused on marine mammals[*1]

Hiroshi OKAMURA[*2]

Abstract Most of cetacean species are highly migratory and difficult to keep in captivity so that it is not easy to grasp precise status of the populations. On the other hand, the limitation of the management based on single species has been recognized and the demand on the ecosystem-based population assessment and management has been increasing over the world. It is important to know the status of the population precisely and accurately as far as we can in ecosystem-based approach. To extract information efficiently from the data in which a lot of uncertainty exist and grasp the status of the population precisely and accurately, the use of statistical models is essential. This paper focuses on population assessment of marine mammals and develops some statistical models. Furthermore, the competition between marine mammals and fishery is investigated using an ecosystem model.

Marine mammals are one of the important top-predators in an offshore ecosystem. The information on the distribution, migration, and stock structure is therefore indispensable to the construction of the offshore ecosystem model. In addition, the degree that the biological resource is affected by the catch greatly varies with the assumption of the stock structure in the procedure developed by the International Whaling Commission (IWC) for the management of large baleen whales. The regression analyses based on the generalized linear and additive models are useful for modeling the complicated phenomena such as the temporal-spatial structure of biological resources. In this paper, the spatial distribution and seasonal changes of the density of the western North Pacific minke whales was estimated using the generalized additive model so that there was no evidence that multiple stocks exist in the western North Pacific. On the other hand, the seasonal change of the density reproduced the aspect of migration of the minke whales well. The investigation of temporal-spatial distribution of biological resources using the regression models can be extensively useful for other species other than marine mammals.

Line transect sampling is a standard method for estimating the population size of marine mammals. One of the important assumptions in standard line transect sampling is that all animals on the trackline are detected without fail. However, the surfacing-diving behavior of marine mammals for respiration and feeding can lead to failures in detection

2003年9月16日受理　(Received on September 16, 2003)
水産総合研究センター業績 A 第43号 (Contribution No. A 43 from the Fisheries Research Agency)
[*1] 東京大学審査学位論文（掲載するに際し投稿規定にそって一部修正した）
[*2] 遠洋水産研究所　〒424-8633　静岡県静岡市清水折戸5-7-1 (National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1, Shimizu-Orido, Shizuoka, Shizuoka, 424-8633, Japan)

even if they are on the trackline. As a result, the population size tends to be underestimated. Although the underestimation of the population size brings conservative effect on single-species management, it leads to another problem in ecosystem approach because the impact by consumption of predator is underestimated. Conventional methods for estimating the detection probability on the trackline have several problems. The flexible method developed in this paper modified and improved such problems. Simulation studies showed that the method is promising. In addition, it was confirmed that the present method is able to be applied to real data sets using Antarctic minke whales data.

The prey-predator interaction is extremely important in ecosystem modeling. If we can know preference of animals in laboratory, we can estimate diet composition of animals non-lethally by putting the information on the preference and the availability of animals obtained from sighting survey together. Preference for multiple food items can be measured in the laboratory by choice tests like cafeteria trials, in which an animal is initially offered a variety of foods that are equally available at the same time. However, the results of the multiple-choice experiments can be affected by many factors such as placement, amounts of foods, and the length of time that the experimental animal is permitted to eat. An alternative way to determine multiple-preference is to repeat a series of paired comparisons. The paired comparisons have an advantage over the multiple-choice tests because the design of each trial is simpler so that the conditions of the experiment can be easily controlled. The data collected from paired comparisons can be analyzed with the Bradley-Terry model. However, conventional Bradley-Terry model has some defects; for instance, it is not able to deal with the amount of consumption. This paper proposes a modification of the estimation method used in the Bradley-terry model. The maximum likelihood estimation based on a binomial distribution in the original model is replaced with the nonlinear least squares method. Furthermore, some simple methods to estimate the precision of parameters and to test several hypotheses on preferences are provided. The methods were applied to the analysis of food preference of a captive northern fur seal. The comparison between the method and the conventional Bradley-Terry model indicated that the statistical power of the method can be higher than the conventional one.

Finally, the ecosystem model off Sanriku area using Ecopath was constructed and the competition between consumption of whales and fishery was investigated by Ecosim. The strong competition was found under the setting of a certain parameter. The precise estimation of parameters and the appropriate incorporation of uncertainty are extremely important because the results are sensitive to the input parameters.

The statistical models developed in this paper gave improvements upon the previous ones in some ways. The population trajectory predicted from the ecosystem model tends to depend much on input parameter estimates. Therefore, the importance of estimation of the parameters used in ecosystem models will be increasing in the future. In the problems such as wildlife and ecosystem conservation, and a food shortage, reasonable assessment and management of aquatic resources is still more important. To construct ecosystem models incorporating uncertainty appropriately and making the best use of information the data have at the maximum is a big theme to be attained in the twenty one century.

Key words: abundance estimation, ecosystem modeling, marine mammals, prey preference, stock structure

目 次

第1章 緒 言
1−1 はじめに
1−2 研究の歴史
1−2−1 海産哺乳類の分布・系群分析
1−2−2 海産哺乳類の個体数推定
1−2−3 海産哺乳類の食性分析
1−2−4 生態系モデルによるアプローチ
1−3 記号

第2章 分布・系群構造の解明と回帰モデル
2−1 分布・系群構造解明の重要性
2−2 回帰モデルと北太平洋ミンククジラの分布・系群構造
2−2−1 一般化線形モデル・一般化加法モデル
2−2−2 ラインとランセクト法
2−2−3 北太平洋ミンククジラの分布・系群構造
2−3 まとめ

第3章 目視調査からの個体数推定
3−1 従来の個体数推定法の問題点
3−2 調査線上の発見確率推定をあわせた個体数推定法
3−2−1 調査線上の発見確率の推定を可能にする最近の方法
3−2−2 新しいハザード確率モデル
3−2−3 シミュレーションテスト
3−2−4 適用例：南氷洋ミンククジラの個体数推定
3−3 まとめ

第4章 海産哺乳類の餌嗜好性分析
4−1 食性研究の必要性
4−2 対比較実験による嗜好性推定法
4−2−1 ブラッドリー・テリーのモデルと適用上の問題点
4−2−2 定量的データに対する分析モデル
4−2−3 適用例：キタオットセイの嗜好性分析
4−3 まとめ

第5章 生態系モデルを用いた漁業の影響評価
5−1 漁業生態系モデル
5−2 エコパス・エコシムとその西部北太平洋への適用
5−2−1 エコパスによる生態学的アプローチ
5−2−2 エコシムと資源変動のシミュレーション
5−2−3 適用例：三陸沖エコパス・モデル
5−3 まとめ

第6章 総合討論
6−1 本論文で開発した統計モデルの利点と欠点
6−2 生態系モデルの重要性
6−3 将来の展望

摘 要

謝 辞

文 献

付 録

第1章 緒 言

1−1 はじめに

水産資源の評価や管理の重要性は近年になって増加する一方である。資源管理において，正確に個体群の状態を知ることが肝要ではあるが，一般にデータがまばらな水産生物資源や多くの鯨類のように高度回遊性で飼育も困難な野生生物の正確な状態を知ることは容易なことではない。そのため，単一種に基づいた資源管理では，資源の相対的なトレンドの把握だけから管理ができるようなモデルの開発が行われたり(Tanaka, 1980; 田中, 1991)，様々な仮定の破れに頑健な管理方式の開発などが進められたりしてきた(International Whaling Commission（以下IWC), 1999)。一方で，近年単一種に基づいた生物種の管理の限界が認識され，生態系全体を考慮した資源評価・管理への需要が高まってきている (University of Alaska Sea Grant, 1999)。生態系を考慮したアプローチでは，多くの種の動態や環境要因などの外的要因を統一的に扱う必要があり，それ故に単一種に比して多方面から大きな不確実性の影響をこうむる可能性がある。また，生態系の中に現れる構成種は様々な情報量を持ち，ひとつの種のパラメータの誤差や偏りは関係する種との関係を通じて累積し，生態系の評価を誤らせる結果につながりかねない。生態系を考慮したアプローチにおいて，できるだけ精確に資源状態を把握することは，単一種だけを考えた資源管理よりもさらに

重要なものになると考えられる。

日本近海では鯨類が多くの魚類を捕食しており，漁業と競合関係にあるのではないかという指摘がいくつかの文献でなされた（Tamura and Ohsumi, 1999; 森下, 2002)。特に，Tamura and Ohsumi (1999) は，鯨類は漁業の数倍の生物量を消費していると考えられるという報告を行い，社会的な関心を呼んだ。しかし，ベーリング海で行われた生態系モデル研究では，鯨類の増加が生態系の歴史的な変動の主要因となるほどの大きなインパクトを与えたとは評価されなかった (Trites *et al.*, 1999a)。鯨類をとりまく環境の正しい評価とともに，鯨類自身の評価もより精確に行う必要性が高まっている。

不確実性の大きいデータから効率よく情報を引き出し，生物資源の状態を正しく把握するためには，統計モデルの活用が重要となる。本研究では，鯨類を中心として，統計モデルを用いた分布・系群の把握，個体数の評価を行う方法の開発を行う。また，飼育下の鰭脚類の実験データを使用して，生態系モデルの中で重要となる生物種間の関係を知る上で中心的な役割を果たす食性・嗜好性の分析モデルの開発も行う。さらに，それらの情報を利用することが可能な生態系モデルの応用について述べる。

本論文の構成は次の通りである。第1章では，過去の海産哺乳類の資源評価・管理の歴史と現状，および近年の水産資源に対する生態系モデル研究の概要を述べる。第2章では，鯨類資源を対象として，分布・系群構造把握のための共変量モデルの応用について述べる。第3章では，目視調査データから個体数推定を行う試みについて，特に調査線上の見落とし率を補正する方法について詳述する。第4章では，鰭脚類の実験データから，定量的に動物の嗜好性を調べる方法の開発を行う。第5章では，近年のわが国近海での生態系モデルの開発とシミュレーションによる分析を行う。最後に，第6章において，開発した統計モデルの長所・短所，生態系モデル開発の重要性および将来の展望について議論する。

1−2 研究の歴史

1−2−1 海産哺乳類の分布・系群分析

大型ヒゲクジラ類の管理において，系群の把握はきわめて重要であることが知られている。系群は，遺伝的に他の生物集団と区別できる集団，あるいは遺伝的に区別できなくとも，繁殖期，繁殖場，分布，回遊，成長，成熟，生残など，独自の生物学的特徴を有する同種内の分集団を意味する水産資源学の用語である。しかし，厳密な定義づけは難しく，用語の使用に混乱が見られる（中坊, 2003)。このことはわが国だけのことではない。実際，国際捕鯨委員会の科学委員会でも系群（stock）の定義があいまいであることが問題となり，Stock Definitionという分科会が作られている事実からも世界的な問題であることが分かる。本稿では，あいまいさは残るが，系群を「異なる資源として区別しなければならない程度に交流が少ない同種内分集団」（張, 2003）として定義する。

ヒゲクジラ類の管理のために開発された改訂管理方式（IWC, 1999）において，系群の仮説は管理結果に大きな影響を持つことが知られている。資源管理において，捕獲枠はできるだけ小さな海域ごとに設定した方が安全な管理が可能である。沿岸と沖合に別の系群が存在するにもかかわらず，1つの系群と考えて沿岸で捕獲を行うと，沿岸系群を枯渇させてしまう失敗を招きやすいが，あらかじめ誤りを想定して管理海区を小さくしておけば，その誤りに頑健なものになると考えられるからである。しかし，やみくもに管理海区を小さくすれば安全というわけではなく，系群間に移入・移出がある場合，ある狭い海域だけを管理単位としていては，真の変動を見極めることができず管理に失敗することがあり得る（櫻本, 1996)。このため，改訂管理方式では管理海区の定義を細かく定め，より安全な管理ができるよう細かいルールが設定されている (IWC, 1999)。生態系の管理を考えるとき，事態はより複雑である。なぜなら，沿岸と沖合の系群では，しばしば餌の種類や大きさが異なることが知られている。また，捕食者と餌種の分布範囲は一般に一致しない。この場合，生態系評価・管理の単位としてどのような領域を考えるかが，単一種の管理よりも，結果になお一層大きな影響を与えることになるであろう。

鯨類資源の系群の把握は，外部形態の違い，生物学的パラメータの違い，体の模様，胎児の体長から換算される妊娠日の違いなどによって行われてきたが，近年では遺伝学的手法の発達に伴い，DNAを用いた系群分析が主流となっており（後藤, 上田, 2002)，特に，近年の計算能力の向上により，最尤法やベイズ法を用いた系群識別のための遺伝解析手法の発展が目覚しい (岸野, 1999; Pritchard *et al.*, 2000; 北田, 2001; Cui *et al.*, 2002)。一方で，遺伝解析に用いる遺伝子マーカーによって系群の分析結果がしばしば異なることが知られている（張, 2003)。北太平洋ミンククジラにおいて，沿岸と沖合の集団が同じ系群に属するか別のものかということが大きな問題となり，1994年，その解明を主たる目的として日本政府は北西太平洋鯨類捕獲調査

(JARPN) を開始した。JARPNは1999年に終了したが，すべての遺伝子マーカーによって集団的な異質性は検出されなかった。しかしながら，いくつかの遺伝子マーカーのうちmtDNAのシークエンス分析による結果は，沿岸と沖合の集団が5％水準では有意でないものの，比較的異なる遺伝子頻度を持つことを示唆していた（後藤，上田，2002)。集団間の異質性の分析は，事前に特定された海区によって行われたため，実際には存在する遺伝的差異が検出できなかった可能性が指摘され，総合的な情報を用いた系群分析の必要性が認識された（IWC，2001)。本稿では第2章において，JARPNデータを使用した分布・系群に関する解析を扱う。

1−2−2 海産哺乳類の個体数推定

海産哺乳類，特に鯨類資源の個体数は目視調査で得られたデータから推定するのが一般的である。これは，鯨類が呼吸のため頻繁に浮上するので，魚類などと異なり目視による調査でその存在を確認することが可能であることによる。沿岸性の小型鯨類の調査には航空機を用いた調査もしばしば行われるが（Yoshida *et al.*, 1997; 吉田，2002)，大型で高度に回遊する鯨類には船舶を用いた目視調査が一般的である（Buckland *et al.*, 1993; 笠松，2000)。

目視調査は通常ライントランセクト法（線状調査法）と呼ばれる調査デザインのもとで実施され，個体数推定に必要なデータが集められる。Burnham *et al.* (1980) やBuckland *et al.* (1993) は，この種の方法の代表的な教科書であり，目視調査に関係した様々な手法が網羅的に紹介されている。わが国の鯨類資源の重要性・関心の大きさともあいまって，邦文で書かれたこの手法の一般的な紹介をいくつかの文献で見ることができる（宮下，1990; 岸野，1991; 笠松，2000; 田中，2002a)。また，本稿で扱う調査線上の発見確率推定を伴う個体数推定についての最近の理論については，Garner *et al.* (1999) を翻訳した「海産哺乳類の調査と評価」に詳しい（白木原ら，2002)。第3章において，新しく開発した調査線上の発見確率推定を伴う鯨類個体数推定法について詳述する。この方法を用いることにより，調査線上の見落とし率を補正した不偏な個体数推定値を得ることが可能となる。

1−2−3 海産哺乳類の食性分析

生態系モデルの中の生物種をつなぐ大きな要素のひとつは，"食う・食われる"の捕食・被食関係である。それ故，ある種がどのような餌生物をどれだけ食べているのかをできるだけ正確に知ることはきわめて重要なこととなる。近年鯨類の胃内容物の研究は国内・国外で広く進められてきており，北太平洋海洋科学機構(PICES)では，太平洋の鯨類・鰭脚類・海鳥類の個体数・食性の分析結果がまとめられている(Hunt *et al.*, 2000)。

しかし，野生生物の食性分析は標本の採集の困難さもあって一般に難しく，特に嗜好性の研究においては実験室で条件を制御した上での研究がしばしば行われた（Manly, 1974; 中村，山下，1983; Rowley *et al.*, 1989; Rogers, 1990)。嗜好性の有無は生態系モデルを考える上で重要であるが，実験室ではあらかじめ量などの条件を整えることが可能であるので影響を調べやすい。本稿では，嗜好性の差がより明瞭になるよう単純化した形で実験を行う一対比較実験の統計分析を考える。一対比較実験は官能検査などで多用されてきた（佐藤，1985; David, 1988)。また，プロ野球の対戦結果などは一対比較実験となるので，スポーツに関する統計分析にも応用することが可能である（竹内，藤野，1988)。一対比較実験の分析において，強力な道具として広く使われてきたものにブラッドリー・テリーモデルがある（Bradley and Terry, 1952; David, 1988; 竹内，藤野，1988; 東京大学教養学部統計学教室，1992)。第4章では，実験室で収集されたデータを用いたブラッドリー・テリーモデルによる嗜好性分析を扱う。従来のブラッドリー・テリーモデルでは好き・嫌いのような定性的なデータを扱うのみであったが，本稿の方法により定量的な消費量のデータを直接扱うことが可能となる。

1−2−4 生態系モデルによるアプローチ

生態系モデルは，ある領域に生息する生物とその環境をひとつのシステム（ecosystem）として構築されるモデルである。一般に，生態系内には複数の生物種が存在するので，複数種の動態モデルが生態系モデルを構築する基礎となる。複数種モデル研究の歴史は長く，古くはロトカ・ボルテラモデルなど，数理生態学の分野で多くの先進的な研究が行われた（巌佐，1990; 寺本，1997)。しかし，理論的な研究が先行し，実際のデータを用いて生態系の記述を行うという試みは十分にはなされてこなかった。近年の計算機の発達は，膨大なデータを取り扱い，複雑な数値計算を驚くべき速さで行うことを可能にした。このことより，実際の水産資源の調査・漁業データを用いて生態系モデルを構築する試みが見られるようになってきた。

特に，海産哺乳類などの高次捕食者をも取り込んだ

生態系モデルとして近年よく知られるようになったものはエコパス（Ecopath）モデル（Christensen *et al.*, 2000; Pauly *et al.*, 2000）とマルチスペック（Multspec）モデル（Bogstad, 1997）である。マルチスペックモデルは，バレンツ海の資源管理のため，タラ・ニシン・シシャモの3種類の生物の捕食関係・回遊をモデル化し，それらをそれぞれの資源動態モデルに関連付けることによって，影響評価を行うシミュレーションモデルである。これは，北洋海域生態系モデルにおいて考えられていたLaevastu and Larkins (1981) やAndersen and Ursin (1977) の生態系モデルと同じくベバートン・ホルト型のモデル構造を有しており，基本的には高次捕食者を中心に局所的な部分に焦点をあてて生態系をモデル化するという点で，従来の高次捕食者を中心とした多魚種VPA（Sparre, 1991; Hilborn and Walters, 1992）のような複数種モデルと構造を一にし，生態系モデルと呼ぶよりも複数種評価・管理モデルと呼ぶ方が適当であるかもしれない。さらに，マルチスペックの中で，鯨類の捕食の影響評価もなされている。

一方，エコパス・モデルは数理生態学的な生態系全体のモデル化から出発して，水産資源学で通常得られるパラメータを用いて解析できるように工夫が加えられることにより開発された。基本的には，平衡状態を仮定したマスバランス・モデルであり，ある短期間の生態系のスナップショット的な記述と考えられるものであるが，近年さらに水産資源学のモデルを取り込むことによりエコシム（Ecosim），エコスペース（Ecospace）と呼ばれる時空間変動を扱うことを可能にしたモデルが開発され，生態系の評価に広く使われるようになってきた（Walters *et al.*, 1997, 1999, 2000）。

本稿では第5章において，エコパス・エコシムの紹介を行い，三陸沖のデータに対してエコパス・モデルを構築し，エコシム・シミュレーションを適用する。

1−3 記号

本論文中で用いられる記号はすべて関連の項で説明を行うが，読者の便のためここで一覧にして示すこととする。

記号	意味
a	調査海域の面積
$A, B, C, \cdots$	目視調査の観察員
AIC	赤池情報量規準（Akaike's Information Criterion）
AICc	小標本の補正をした赤池情報量規準
ASL	有意水準の推定値（achieved significance level）
AT	気温（Air Temperature）を示す変数
B	ブートストラップ（bootstrap）繰り返し数（第2章）
B	バイオマス（biomass）（第5章）
BIC	ベイジアン情報量規準（Bayesian Information Criterion）
C	漁獲量（catch）
D	密度（density）（第3章）
D	不一致関数（discrepancy function）（第4章）
DC	摂餌組成（diet composition）
DI	密度指数（density index）
E	努力量（effort）
EE	捕食や漁獲によって利用されるバイオマスの割合（ecotrophic efficiency）
EX	漁獲量など生態系外へのバイオマスの流出（export）
$E(X)$	確率変数Xの期待値
$g(0)$	調査線上の発見確率
h	局所重み付き回帰のスパン
H	ヘッシアン行列（Hessian matrix）
$I(\theta)$	フィッシャー情報量（Fisher information）
K	自由パラメータの数
L	目視調査努力量
l_j	j番目の部分トランセクト
LAT	緯度に関する共変量
lo	局所重み付き回帰
log	自然対数
$\log(L)$	対数尤度関数
$LONG$	経度に関する共変量
m	餌の数
$Month$	月に関する共変量
n	サンプル数（第2章，第3章）
n	対比較実験の繰り返し数（第4章）
$N(\mu, \sigma^2)$	平均μ，分散σ^2の正規分布
N	個体数（第5章）
P	個体数（第3章）
PB	バイオマスあたりの生産量
$Pr(E)$	事象Eの起こる確率
q	未条件付き発見確率
Q	それ以前にクジラが未発見かつ浮上しているという条件での発見確率
QAIC	擬似尤度モデルに対する赤池情報量規準

QBIC	擬似尤度モデルに対するベイジアン情報量規準
QB	バイオマスあたりの消費量
s	群れサイズ
sp	平滑化スプライン関数
SA	目視可能性（sightability）の総合的指標の共変量
SS	海況（sea state）を示す共変量
SST	海表面水温に関する共変量
TL	栄養段階（trophic level）
u	二重発見（duplicate sighting）のパターン
v	船の速度
var	分散（variance）
w	有効探索幅（effective strip half -width）
x	横距離（perendicular distance）
x_{max}	横距離の最大値
x_{ij}	餌 i と餌 j の対比較で餌iが食べられた割合
y	縦距離（forward distance）
Year	年に関する共変量
z	共変量（covariate）
$\alpha, \beta, \cdots$	回帰モデルのパラメータ
χ^2	ピアソンのカイ二乗統計量（Pearson's chi-square statistics）
γ	発見関数Qの形状を決めるパラメータ
Γ	ガンマ関数（gamma function）
λ	ポアソン分布のパラメータ（第2章）
λ	浮上率に関するパラメータ（第3章）
μ	発見関数Qのレベルパラメータ
π	選好性パラメータ
$\underset{\sim}{\theta}$	発見関数のパラメータのベクトル
σ	発見関数Qのスケールパラメータ（第3章）
σ	標準誤差・分散共分散行列の成分（第4章）

第2章 分布・系群構造の解明と回帰モデル

2−1 分布・系群構造解明の重要性

資源管理において，系群構造を把握することは非常に重要である。鯨類資源の場合，改訂管理方式の中で系群構造の仮定により捕獲が生物資源に与える結果は大きく変わるので，シミュレーションによって広範囲に渡る検討を行うことになっている。しかし，どこまでが尤もらしい系群仮説かでしばしば激しい議論となる（IWC, 2002a, 2002b, 2003）。資源構造の把握を誤れば，効率的な資源管理に対して大きな問題となる。

近年，系群構造の解明では，DNAを用いた遺伝的研究が主流となっている。また，遺伝解析における統計的手法の活用も目覚しいものがある（長谷川，岸野, 1996; 北田, 2001）。しかし，遺伝的な資源構造の把握が完全に確立しているわけではなく，用いる遺伝子マーカーにより結果が異なる場合や，採集したサンプルによって結果が大きく変わることも珍しくない（IWC, 2002b; 張, 2003）。総合的な情報を用いて，資源構造に関する仮説を構築することが重要である。

さらに，生態系モデル構築の際，資源の分布範囲に関する情報は重要な意味を持つ。沿岸と沖合，季節の違いによって食べている餌の大きさや量が異なることが起こり得るからである。ここでは，目視調査による密度の変動から回遊パターンや分布・系群構造を探る方法について考察する。

2−2 回帰モデルと北太平洋ミンククジラの分布・系群構造

2−2−1 一般化線形モデル・一般化加法モデル

一般化線形モデルは，線形回帰あるいは分散分析の一般化ということができる（平松, 1995）。近年はSAS（SASインスティテュートジャパン）やS-Plus（数理システム）のような市販の統計ソフトによって容易に解析が行えるため，漁業資源の単位努力量あたり漁獲量（CPUE）の標準化のために広く利用されてきている（Hilborn and Walters, 1992; 平松, 1995; Quinn and Deriso, 1999）。

線形回帰は，観測値 y がある未知数の線形式と誤差の和に従っているというモデルを仮定するものである。未知数はパラメータと呼ばれ，ある既知の値 x に関係して y が決まるとすると，ε_i を平均0，分散一定の相互に独立な同一分布に従う誤差項として，モデルは

$$y_i = a + bx_i + \varepsilon_i \qquad (2.1)$$

のような形で表される。これは y の x 上への線形回帰方程式と呼ばれる。本稿では，y を応答変数，x を共変量と呼ぶことにする。例えば，x：調査年，y：CPUE（単位努力量あたり漁獲量）に対してこのような関係を仮定することにより，CPUEの年変化を知ることができる。年変化はパラメータ b によって表されているので，年変化を知るためには未知の b をデータ

から推定する必要がある。普通，最小二乗法を用いてパラメータを推定する（東京大学教養学部統計学教室, 1991)。これにより，CPUEは資源量の相対指数になっていると考えると，資源量の変化の傾向を推定することが可能になる。しかし，CPUEは年だけの影響で単調に直線的に変化するということは考えにくい。他に，季節や船型の影響，調査海域などを共変量として線形式の中に取り込むと，より柔軟な解析ができる。このようなモデルは重回帰モデルと呼ばれる（東京大学教養学部統計学教室, 1991)。

他方，重回帰を用いても解決できない問題がある。最小二乗推定値は，(2.1) の ε_i が独立に平均 0 で分散 σ^2 の正規分布に従うと仮定したモデルと同じ結果を与える。しかし，CPUEの残差は一定分散の仮定を満たしていないかもしれない。また，CPUEは 0 または正の値をとり，負にはならないが，(2.1) のままでは推定したモデルによって予測したCPUEが y の定義域を越えて負になる年も出てくる可能性がある。このような状況に対応するため，次のようにモデルを変形することを考える。まず，CPUEは漁獲尾数÷努力量で定義されているとして，簡単のため努力量一定の場合を考え，努力量の効果をとりあえず扱わないこととする。よって，(2.1) の y をCPUEではなく漁獲尾数であるとする。漁獲尾数 y は 0 以上の任意の整数値をとる値である。このような離散的な値を取る確率変数の代表的な確率分布としてはポアソン分布がある（蓑谷, 1987, 1998)。そこで，漁獲尾数 y はポアソン分布

$$\Pr(Y=y)=\frac{\lambda^y e^{-\lambda}}{y!} \tag{2.2}$$

に従う確率変数であると仮定する。λ はポアソン分布のパラメータである。今，我々の興味はCPUEと年の関係であるが，ここではひとまず漁獲尾数と年の関係に興味があるとする。漁獲尾数 y と年を (2.1) のようにリンクするため，モデルの形をととのえる必要がある。(2.1) で，誤差項 ε の期待値をとると $E(\varepsilon)=0$ となるので，$E(y)=a+bx$ となる。つまり，(2.1) は確率変数 y の期待値が線形モデルに従っていることを仮定していることになる。これにならって，ポアソン分布の期待値 $E(y)=\lambda$ が線形モデルに従うと仮定することにする。しかし，正規分布の期待値 $E(y)=\mu$ は，$-\infty<\mu<\infty$ のような値を取りうるが，ポアソン分布の期待値 λ は，定義域 $0<\lambda<\infty$ を持つ。それ故に，整合性をとるため，

$$\log(\lambda)=a+bx \tag{2.3}$$

というモデルを仮定することにする。(2.2) と (2.3) から未知パラメータを推定するために，最尤推定法を用いることができる（蓑谷, 1997; 東京大学教養学部統計学教室, 1992; 平松, 1992)。最尤推定は，得られたデータがもっとも起こりやすいパラメータを推定値とする方法である（平松, 1992)。例えば，上の (2.2) のポアソン分布の場合で，1個のデータ y が得られたとき，(2.2) をパラメータ λ の関数として，

$$L(\lambda\mid y)=\frac{\lambda^y e^{-\lambda}}{y!} \tag{2.4}$$

と書き，$L(\lambda|y)$ を尤度関数と呼ぶ。得られたデータの下で尤度関数を最大にするパラメータ λ が最も尤もらしい推定値として選ばれ，最尤推定値と呼ばれる。通常，関数 L を直接最大化するのではなく，これと 1 対 1 の関係にある対数尤度関数 $\log(L)$ を最大化することが多い。

(2.4) の λ に (2.3) を代入し，尤度関数の最大化を行えば，興味の対象であるパラメータ b の推定値が得られる。尤度最大化は通常，分散共分散行列を重みとする重み付き最小二乗法を用いて行われる (Dobson, 1990; 丹後, 2000)。一般には，反復計算が必要となるので，統計プログラムパッケージが利用される。我々に馴染み深い確率分布である正規分布，指数分布，二項分布，ポアソン分布などは，最尤法によって一意な解を持ち，統一的な扱いが可能となる (Dobson, 1990)。このように応答変数 y が正規分布やポアソン分布を含む“良い”性質を持った確率分布（指数分布族と呼ばれる）に従い，その期待値がある関数（連結関数，リンク関数と呼ぶ）のもとで共変量 x の線形モデルによって記述されるモデルを一般化線形モデル（GLM）と呼ぶ (McCullagh and Nelder, 1989; Dobson, 1990; 丹後, 2000)。従来の線形モデルでは正規分布誤差に基づく連続変数のみしか考えることができなかったが，一般化線形モデルによりはるかに広範囲のデータを取り扱うことができるようになった。ポアソン分布のリンク関数は log であるが，二項分布の場合には応答変数が成功か失敗の 2 値変数になり，期待値 $E(y)=p$ は 0 から 1 の値をとるので，リンク関数は logit を用いて，

$$\mathrm{logit}(p)=\log\{p/(1-p)\}=a+bx \tag{2.5}$$

と仮定するのが普通である。

今までポアソン分布を用いて努力量が一定の場合を考えたが，通常，漁獲量は努力量が変化すれば比例して変化すると考えられる。我々が真に興味あるのは年

によるCPUEの変化であるから，モデルの中で努力量を考慮する必要がある。これは，オフセットと呼ばれるものを導入することにより解決される（McCullagh and Nelder, 1989）。オフセットは，回帰係数を1に固定して推定しない共変量である。努力量Eを入れて，(2.3) は，

$$\log(\lambda)=\log(E)+a+bx \qquad (2.6)$$

と書かれる。ここで，$\log(E)$はオフセットである。このとき，期待漁獲尾数$\lambda=Ee^{a+bx}$となるので，期待漁獲尾数が努力量に比例することを仮定したモデルとなっている。(2.6) を尤度関数 (2.4) に代入して，最尤推定値を求めれば，各漁獲尾数が得られたときの努力量の大きさを考慮した解析結果となる。

上で見たように一般化線形モデルは，々が扱えるデータの範囲を大きく拡張した。しかし，一般化線形モデルの枠内では扱えないものも多くある。例えば，ポアソン分布は平均と分散が等しいという強い仮定を持つが，しばしば生物は集中分布をしていると考えられるので，この仮定は正しくないかもしれない。このように観測された値の分散がモデルの仮定に従って計算されたものより大きくなる現象を過分散（over-dispersion）という（丹後，2000）。この問題を解決するためには，後でモデルの適合度の悪さの分だけ分散を膨らませる（擬似尤度法と呼ばれる）か，負の二項分布（箕谷，1998）などを用いて集中分布を直接モデル化することが考えられている。

また，ある水温では漁獲能率が高く，それより低い水温でも高い水温でも漁獲が減少する場合を考える。(2.6) で，xを水温とすると期待漁獲尾数λは単調に増加するか減少するかしか記述できないので，ある水温で漁獲のピークがあるようなデータを記述することはできない。これを解決するひとつの方法として，(2.6) の xに関する一次式を二次式にすることなどが考えられる。もうひとつの方法は，非線形性をより直接に扱うためにノンパラメトリックに共変量の構造式をモデル化することである。このとき，例えば (2.6) は，

$$\log(\lambda)=\log(E)+f(x) \qquad (2.7)$$

と書くことができる。この場合，xの関数$f(x)$がどのような形のものであるか仮定する必要はなく，散布図平滑化法と呼ばれる方法を用いてデータから平滑な関数を定めることができる（Hastie and Tibshirani, 1990; Chambers and Hastie, 1991）。散布図平滑化法としては，平滑化スプラインや局所重み付き回帰などが用いられる。このように，一般化線形モデルの線形構造の部分を，より一般のノンパラメトリックな加法モデルに拡張したものを一般化加法モデル（GAM）と呼ぶ。これにより，さらに柔軟な解析が可能となる。

一般化線形モデルには，パラメータがある確率分布に従うとみなすランダム効果モデルや固定効果とランダム効果両方を含んだ一般化線形混合モデル（GLMM），指数分布族のような確率分布を考えることなく，平均と分散の関係だけからモデルを構築する擬似尤度法のひとつである一般化推定方程式（GEE）などの拡張が知られており，それぞれの状況においてより柔軟な解析が可能となる（丹後，2000; Pawitan, 2001; Kitakado, 2003）。本稿では，一般化加法モデルを用いて北太平洋ミンククジラの分布・系群構造，回遊パターンを探索する（Okamura *et al.*, 2001a）。ここでは，目視調査から得られた発見データを用いるので，次に目視調査の基礎概念について述べる。

2−2−2 ラインとランセクト法

鯨類の目視調査には通常ラインとランセクト法が用いられる（Burnham *et al.*, 1980; Hiby and Hammond, 1989; Buckland *et al.*, 1993）。ラインとランセクト法では，対象となる鯨類の生息域にあらかじめ調査線を引き，その上を船舶等で航走しながら動物を探索し，自分の位置から動物が発見された時の動物の位置までの距離を記録する（Fig. 1）。船舶での調査の場合，対象海域を長方形の領域とすると，長方形の一辺で調査開始点をランダムに設定し，そこからのこぎりの歯のような線を引いて調査ラインを設計することが多い（Fig. 2）。このようにして調査線を引くことで調査線間の移動による時間のロスがない効率の良い調査が可能となるからである。

ラインとランセクト法における重要な仮定は次の4つである（Buckland *et al.*, 1993）：

1) 調査線上の動物は必ず発見される（調査線上にいる動物は確率1で発見される）。
2) 動物は，それが観察者に反応して動く前の最初の位置で発見される。
3) 発見した動物までの距離は正確に測定される。
4) 調査ラインは調査海域にランダムに配置される。

特に，1)の仮定は重要で，観察を船の正面に集中したり，観察者の数を増やしたりすることによって，1)の仮定を満足するよう努めなければならない。2)は，動物の動きがランダムで船の速度に比して十分遅いものであるならば，大きな問題とはならない。船から逃げたり接近してきたりするような一定の方向性がある

場合は大きな問題となる。3)については，測定誤差がランダムであまり大きくないなら大きな問題とはならないが，一貫した偏りがある場合は問題となる。できるだけ測定誤差を小さくするように，レンズ内に目盛がついた双眼鏡を使用したり，観測台に角度目盛のついた板を設置したりする工夫がなされている。距離データをグループ化することや丸め誤差を考慮するためにスメアリングという技法（Butterworth, 1982a; Buckland and Anganuzzi, 1988）を用いることによって，ある程度の測定誤差は解析的に考慮することも可能である。4)は，最初に述べたように，完全にランダムに配置すると移動によるロスの多い効率の悪い調査となるので，調査ラインの開始点をランダムに選び，ジグザグの線を引くことによって代用される。

Fig. 1のような調査においては，遠い距離にいるクジラは見落としが大きく，船舶に近い位置にいるクジラは発見しやすいと考えることは自然である。それ故，見落とし率の推定のために発見した個体までの距離を測定することが必要となる。個体数推定の際，必要となる情報は調査線からの距離（発見した生物が船舶の真横に位置するときの距離）であるが，船が移動して真横に来たときにはそのクジラは潜水していて確認できないかもしれず，そのため通常，目視したときのクジラまでの直達距離（r）と調査線からクジラまでの目視角度（θ）を計測し，その値から調査終了後

$$x = r \sin(\theta) \tag{2.8}$$

によって横距離を推定する（Fig. 1）。

個体数Pは，密度をD，調査海域の面積をa，調査努

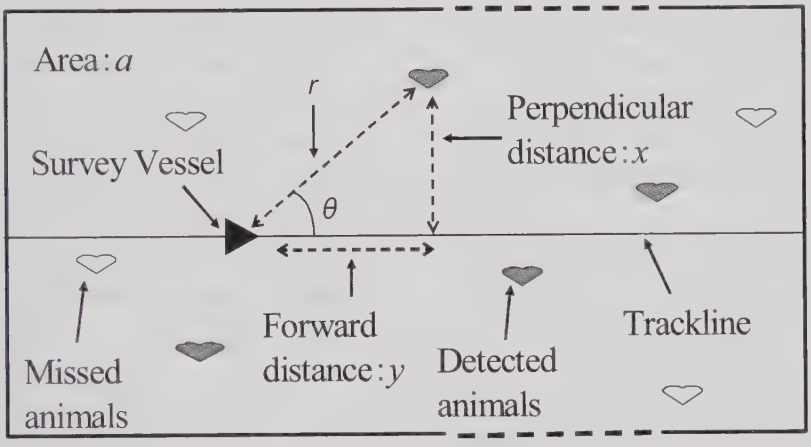


Fig. 1. The diagram of the line transect sampling

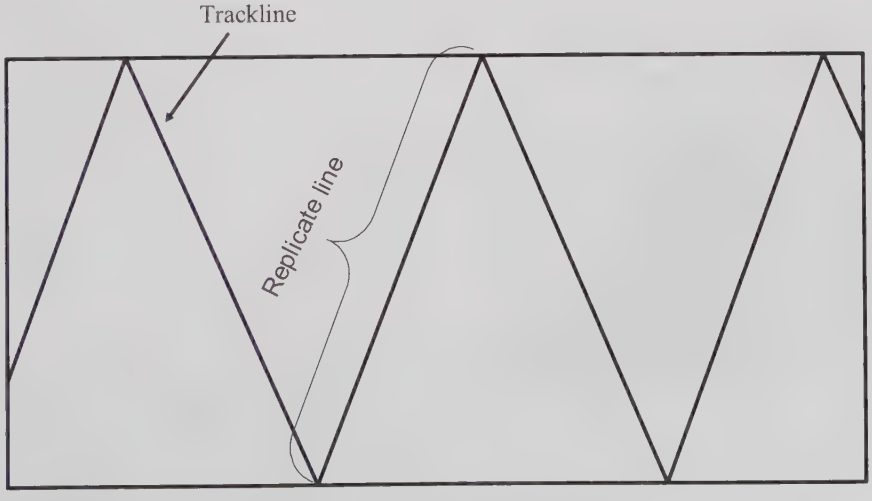


Fig. 2. Zig-zag trackline. It is often used in shipborne survey because of good efficiency

力量（調査船の総走航距離）をL，発見した対象の期待数を$E(n)$，対象の平均的な構成頭数（平均群れサイズ）を$E(s)$とするとき（鯨類はしばしば群れを構成するので，発見単位を群れとして，各発見群の群れの大きさを記録しておくことが必要となる），

$$D=\frac{E(n)\cdot E(s)}{2Lw},\quad P=aD \tag{2.9}$$

で与えられる（Buckland *et al*, 1993）。ここで，wは横距離xの発見関数$g(x)$を積分したもので，x_mを目視可能な最大横距離とするとき，

$$w=\int_0^{x_m} g(x)dx \tag{2.10}$$

である（Fig. 3）。wは有効探索幅と呼ばれる（Burnham *et al.*, 1980; Hiby and Hammond, 1989; 宮下, 1990; Buckland *et al.*, 1993）。有効探索幅はある距離xでの発見確率を目視可能な範囲（$0\leqq x\leqq x_m$）で積分したものであるから，有効探索幅をx_mで割れば，$0\leqq x\leqq x_m$での発見の成功確率が得られる。それ故に，今，個体を発見したら1，見落としたら0という定義変数Iを導入すれば，調査中に個体を発見する確率は$Pr(I=1)=w/x_m$となる。

（2.9）のパラメータをそれぞれの推定量で置き換えることによって，密度の推定量は，

$$\hat{D}=\frac{n\hat{E}(s)}{2L\hat{w}} \tag{2.11}$$

となる。nは調査において実際に観察された対象（群れ）の総数である。“^”は推定量を意味する。

密度の分散の推定は，デルタ法（Seber, 1982; 久野, 1986）を用いて，

$$\hat{\mathrm{var}}(\hat{D})\approx\hat{D}^2\left\{\frac{\hat{\mathrm{var}}(n)}{n^2}+\frac{\hat{\mathrm{var}}(\hat{w})}{\hat{w}^2}+\frac{\hat{\mathrm{var}}(\hat{E}(s))}{\hat{E}(s)^2}\right\} \tag{2.12}$$

として得られる。ここで，wの分散は後に述べるようにフィッシャー情報量から解析的に得られる。nの分散は部分トランセクト（l_i; $i=1, 2, \cdots, k$）を用いた経験的な推定量

$$\hat{\mathrm{var}}(n)=L\sum_{i=1}^{k} l_i\left(\frac{n_i}{l_i}-\frac{n}{L}\right)^2/(k-1) \tag{2.13}$$

を用いる場合が多いが，最近は計算機能力の発達もありブートストラップ法などのモンテカルロ法に基づいた手法（Efron and Tibshirani, 1993; Buckland *et al.*, 1993）も広く利用されている。群れサイズの観察値から求めた平均群れサイズは，小さな群れの方が大きな群れよりも見落としやすい傾向にあることから，過大推定になっている可能性がある（サイズバイアスと呼ばれる）。このことを考慮するため，群れサイズの対数をとったものを対応する横距離での発見関数上に回帰して，調査線上で発見確率は1であるという仮定（$g(0)=1$）を利用することにより，回帰係数から平均群れサイズを推定する方法がしばしば用いられる（Buckland *et al.*, 1993）。これは，単純な直線回帰を行うと，群れサイズの変動が大きいとき，群れサイズの極端な観測値が回帰直線の当てはまりに大きな影響を与えるので，群れサイズを対数変換してから直線回帰を行うのである。（2.1）のyが群れサイズを対数変換したもの，xを対応する横距離における発見関数の値とすると，$z=\log(s)=a+b\cdot g(x)$の回帰係数a, b, 残差分散σ^2を用いて，平均群れサイズは，

$$\hat{E}(s)=\exp\{\hat{a}+\hat{b}+\hat{\mathrm{var}}(\hat{z})/2\} \tag{2.14}$$

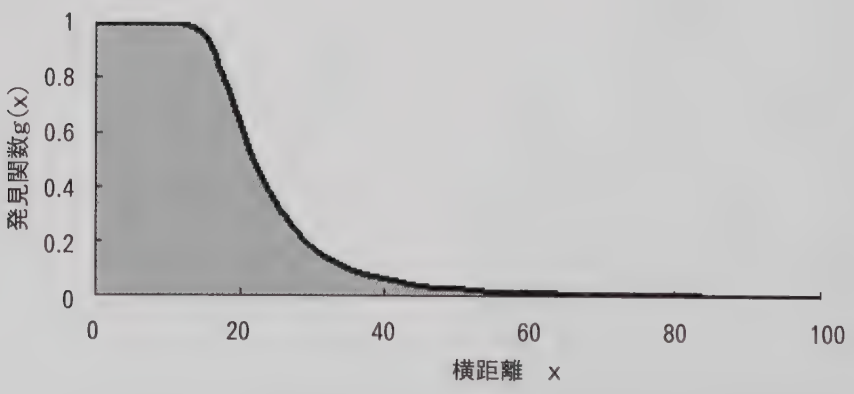


Fig. 3. An example of detection function. The area below the detection function is the effective strip half-width.

によって推定される。ここで,

$$\hat{\mathrm{var}}(\hat{z}) = \left[1 + \frac{1}{n} + \frac{(1-\bar{g})^2}{\sum_{i=1}^{n}\{\hat{g}(x_i)-\bar{g}\}^2}\right]\hat{\sigma}^2 \qquad (2.15)$$

であり, $\bar{g} = \sum_{i=1}^{n}\hat{g}(x_i)/n$である。このとき, (2.15) を用いて, 平均群れサイズの分散は,

$$\hat{\mathrm{var}}(\hat{E}(s)) = \exp\{2(\hat{a}+\hat{b}) + \hat{\mathrm{var}}(\hat{z})\} \times\{1+\hat{\mathrm{var}}(\hat{z})/2\}\,\hat{\mathrm{var}}(\hat{z})/n \qquad (2.16)$$

となる (Buckland *et al.*, 1993)。発見確率に関する傾き b が0と有意に異ならないなら, 観測した群れサイズの平均, 分散をそのまま用いる。

(2.11), (2.12) から, サイズバイアスがないとき, 個体数推定とその精度の推定に必要な情報は w 以外すべて記録されたものか, 記録された情報より容易に得られる。また, サイズバイアスがある場合は, まず発見関数を知ることが必要になる。それ故, 目視による個体数推定の中心的な課題は, 有効探索幅 w の推定, あるいは同値に発見関数 $g(x)$ の推定であることが分かる。有効探索幅は以下のようにして, 記録された横距離の情報から推定することが可能である。クジラを発見したという条件でそのクジラが距離 x にいる確率 $f(x)$ は, 条件付確率の考え方を利用して,

$$\begin{aligned} f(x) &= \Pr(\text{クジラが}x\text{にいる}|\text{発見}) \\ &= \frac{\Pr(\text{クジラが}x\text{にいる}\cap\text{発見})}{\Pr(\text{発見})} \\ &= \frac{\Pr(\text{発見}|\text{クジラが}x\text{にいる})\Pr(\text{クジラが}x\text{にいる})}{\Pr(\text{発見})} \\ &= \frac{g(x)\times 1/x_m}{w/x_m} = \frac{g(x)}{w} \end{aligned} \qquad (2.17)$$

となる。それ故, $f(0) = g(0)/w$より, $g(0)$ 1 ならば, $f(0)$ を推定すれば良いことになる。f は横距離 x の確率密度関数であるから, 尤度関数

$$L(\theta) = \prod_{i=1}^{n} f(x_i) = \prod_{i=1}^{n}\{g(x_i)/w\} \qquad (2.18)$$

を最大化することによって, 発見関数 $g(x)$ の形状を決めるパラメータ θ を推定することができる。θ が推定されれば, w と $f(0)$ は自動的に推定される。θ の分散は, フィッシャー情報量 $I(\theta)$ の推定量であるヘッシアン行列 $H(\theta)$ から推定できる (Buckland *et al.*, 1993; 丹後, 2000)。フィッシャー情報量は対数尤度関数の 2 階微分の期待値にマイナスをつけたものに等しく, ヘッシアンはフィッシャー情報量の期待値を外して, 最尤推定値 $\hat{\theta}$ で評価したものである。そのとき, $f(0)$ の分散の推定量は,

$$\hat{\mathrm{var}}\{f(0|\hat{\underline{\theta}})\} = \left\{\frac{\partial f(0|\hat{\underline{\theta}})}{\partial \underline{\theta}}\right\}^{T} H^{-1}(\hat{\underline{\theta}})\frac{\partial f(0|\hat{\underline{\theta}})}{\partial \underline{\theta}} \qquad (2.19)$$

を用いて推定できる。有効探索幅の分散も上の式と同様にして計算可能である。ここで, $\underline{\theta}$ はパラメータのベクトルを (パラメータは 1 個とは限らないので, 複数のパラメータによって発見関数が規定される場合を想定してベクトルで表記する), T は転置をとることを意味する。

発見関数 $g(x)$ の形としては, 鯨類の場合, 連続ハザードレイト関数が用いられることが多い (Butterworth, 1982b; Buckland, 1985)。これは,

$$g(x) = 1 - \exp\{-(x/\sigma)^{-b}\} \quad (\sigma, b > 0) \qquad (2.20)$$

という形で書かれる。この式で, $b>0$ならば, $g(0)=1$ である。通常最適化の際, 収束問題を考慮して, さらに$b\geqq 1$という条件が置かれる (Buckland *et al.*, 1993)。Fig. 3 の発見関数はハザードレイト関数に従っている。

2−2−3 北太平洋ミンククジラの分布・系群構造

1994年から1999年にかけて行われた北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPN) は, 西部北太平洋のミンククジラの系群構造を解明することを主な目的としていた (IWC, 2001; 後藤, 上田, 2002)。これは, 系群構造の正確な特定が資源管理の上で極めて重要な意味を持つことによる。過去にミンククジラの商業捕鯨は沿岸域に集中していたため, 沖合にいるミンククジラの生物データは存在しなかった。そのため, 沖合に別の系群がいる可能性が指摘された。沖合のミンククジラが沿岸と別系群である場合, それを知らず沿岸域で捕獲を行えば, 沿岸資源を枯渇させる危険がある。JARPN 捕獲調査データから採取したミトコンドリアDNA (mt-DNA) による分析は西部北太平洋ミンククジラが複数の系群構造を持つことを示唆しなかったが (Goto and Pastene, 2000), この分析は事前に特定化された海区分けのもとで海区間のDNAのハプロタイプの出現頻度を調べた結果だったため, 不適当な事前の海区分けがもたらした検出力の低下の問題が指摘された (Martien and Taylor, 2000; Taylor, 2000; Taylor and Chivers, 2000)。適切な海区分けを遺伝的なデータに基づいて行って, その後同じ遺伝的なデータを用いて系群の識別を行うと, 同じデータを独立なサンプ

ルとして2度使用することになるという問題がある。そのため，IWC科学委員会は，年，月，海況，水温のような共変量を含む一般化線形モデルを用いて，目視による発見データから空間的な密度の変動を調べることにより，適当な系群境界の示唆を探ることを推薦した（IWC, 2001）。2つの系群が存在するとして，事後的にそれらの系群の境目となるミンククジラの密度が薄くなる地点が特定できれば，その地点を境にして2つの集団間のハプロタイプの出現頻度の違いを見ることによって，より検出力の高い遺伝分析が可能となる。2つの集団は西部北太平洋海域で混合している可能性があるが，ここでは1つは沿岸に存在し，1つは沖合に存在することが想定されているため，両系群は分布の裾で混合し，その地点では密度は低くなっているという考えに基づいている。また，このような遺伝情報と異なるデータの分析により遺伝分析からは示唆されなかった情報を得る可能性もあるだろう。系群構造把握のための遺伝分析法は確立しておらず，しばしば用いる材料や手法によって異なった結果が得られることがある（IWC, 2002a）。得られた情報を多角的に解析して，総合的な解析結果から判断することが重要である。本節では，線形回帰や一般化加法モデルを用いて時空間的な密度構造の変化を調べる（Okamura *et al.*, 2001a）。

用いたデータはJARPNの目視調査によって得られたデータの一部である。JARPNの目視調査は上で述べたラインとランセクト法に従って行われた。JARPN目視データの詳細についてはMatsuoka *et al.*（2000）にある。JARPNでは，IWCによって事前に定められた海区分け（Fig. 4）を用いて海区7，8，9，11の目視調査を行ったが，ここでは海区11を除く海区7，8，9の目視データだけを用いることとする。これは，海区11には季節により多くの日本海系群が入ってくることが知られており（後藤，上田, 2002），海区11を除く海区7，8，9に複数系群が存在するか，単一系群だけからなるかというのが問題の焦点だったことによる（IWC, 2001）。1度区画ごとにプールした努力量の分布をFig. 5に示す。目視調査が捕獲調査と同時に行われた影響により，海区の南部の努力量はまばらで，北部海域に努力の集中が見られる。目視データを，発見に関するもの（横距離，波の高さなど発見に影響を及ぼす環境要因）と遭遇に関するもの（努力量，年，月，日，1日の調査中の平均海水温のような環境要因）の2つの部分に分けて解析を行い，それぞれのデータを用いた解析の過程を発見プロセス，遭遇プロセスと呼ぶことにする。発見のデータからまず有効探索幅を推定し，それと調査活動に関するデータをあわせて発見・遭遇したクジラの数を解析することにより，密度変化を調べる。

まず，以下のようにBeavers and Ramsey（1998）

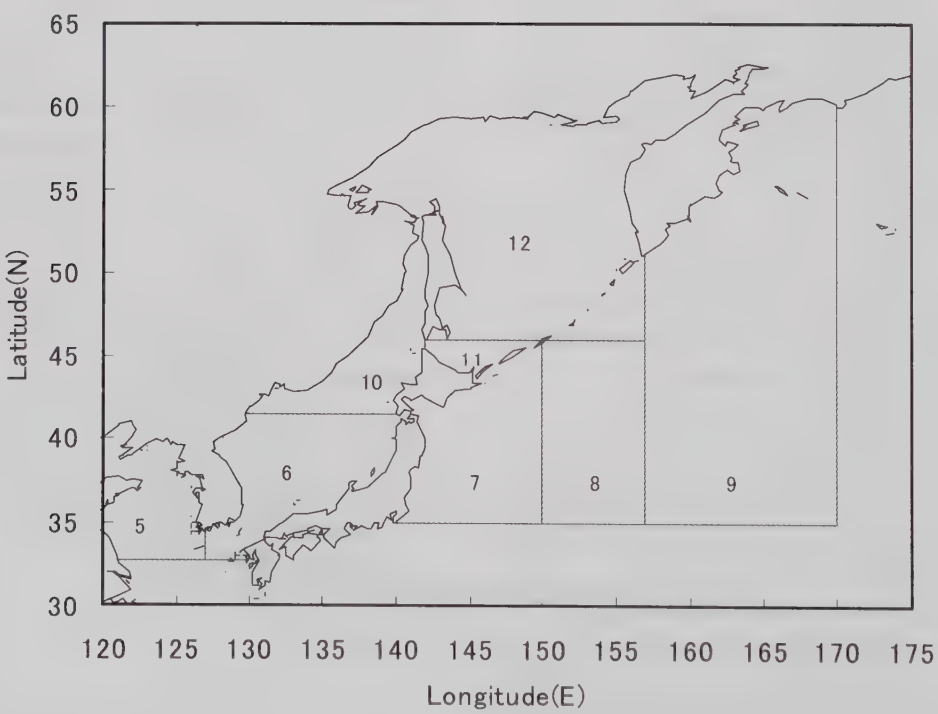


Fig. 4. Sub-areas for the western North Pacific minke whales

の方法に従って共変量による効果を含む有効探索幅の推定を行う。

(1) i 番目に発見したクジラの群れの横距離を x_i とする。さらに，i 番目に発見した群れの共変量の集合を $z_i=(z_{i1}, \cdots, z_{ip})$ とするとき，条件 z_i のもとでの有効探索幅 w_i は，

$$\log(w_i) = \beta_0 + \sum_{j=1}^{p} \beta_j z_{ij} \qquad (2.21)$$

であると仮定する。有効探索幅が発見距離の確率分布の尺度パラメータとなっているなら，共変量に対する $\log(x_i)$ の最小二乗回帰は，定数項 β_0 以外のパラメータの不偏推定値 $(\hat{\beta}_1, \cdots, \hat{\beta}_p)$ を与える（Ramsey *et al.*, 1987）。

(2) 共変量に関して平均した値 $\bar{z}_j$ を計算する。

(3) 発見距離を

$$\tilde{x}_i = x_i \exp\{\sum_{j=1}^{p} \hat{\beta}_j(\bar{z}_j - z_{ij})\} \qquad (2.22)$$

を用いることにより，(2) の平均共変量に対して調整した値 $\tilde{x}_i$ を計算する。

(4) 平均共変量のもとでの有効探索幅 $\hat{w}_0$ を推定するために (2.22) の調整距離 $\tilde{x}_i$ を用いる。有効探索幅 $\hat{w}_0$ の推定は，目視解析プログラムDISTANCE（Laake *et al.*, 1993; Thomas *et al.*, 2001）などの一般に入手しやすいプログラムを用いて計算可能である。

(5) 定数項を，

$$\hat{\beta}_0 = \log(\hat{w}_0) - \sum_{j=1}^{p} \hat{\beta}_j \bar{z}_j \qquad (2.23)$$

によって推定する。これにより $(\beta_0, \beta_1, \cdots, \beta_p)$ の推定値が得られるので，i 番目の群れの発見に関する共変量が与えられたときの有効探索幅 w_i を推定することが可能である。

(2.21) の共変量の選択において，赤池情報量規準（Akaike's Information Criterion (AIC); Akaike, 1973, 1974）とともにベイジアン情報量規準(Bayesian Information Criterion (BIC) ; Schwarz, 1978) を用いることとする。AICは，カルバック－ライブラー情報量の不偏推定量の立場で導出され，通常

$$\mathrm{AIC} = -2\log\{L(\hat{\theta})\} + 2K \qquad (2.24)$$

で与えられる（坂本ら，1983; 豊田，1997; Burnham and Anderson, 1998）。ここで，L は尤度関数，$\hat{\theta}$ は最尤推定量，K は自由パラメータの数である。BICは，近似的にベイズファクターの対数に一致するもので，

$$\mathrm{BIC} = -2\log\{L(\hat{\theta})\} + \log(n)K \qquad (2.25)$$

となる（Kass and Raftery, 1995）。ここで，n はサンプル数である。すなわち，AICの自由パラメータ数にかかる定数項 2 を $\log(n)$ で置き換えたものになっている。

発見プロセスで考えた共変量は，気温（AT），目視可能性の程度（SA），海況（SS）であった。簡単のためこ

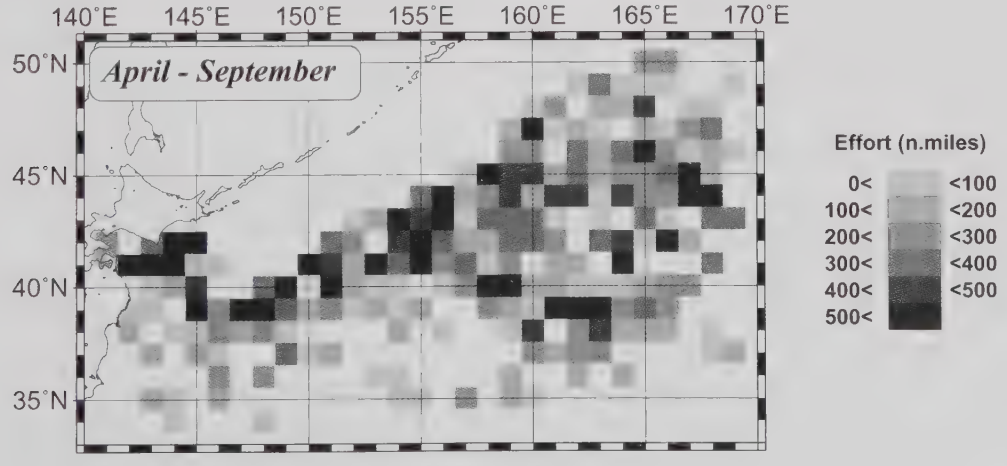


Fig. 5. Search efforts surveyed by JARPN from April to September in 1994-1999. The amount of effort in one degree square cell is divided into six categories with a unit of 100 n.miles.

こでは，共変量間の交互作用は考えなかった。*SA*は発見可能性に関する総合的な印象に基づいて航海士によって記録される幾分か主観的な指標である。*SS*は波の高さに基づいている。よって，*SA*は*SS*より総合的な情報に基づいているが，客観性を欠くものとなっていると考えられる。本稿では，*SA*と*SS*をカテゴリカル変数として扱い，*AT*を連続変数として扱う。群れサイズの効果は，2−2−2で述べた回帰に基づく方法を用いて考慮する。

次に，遭遇に関するパラメータの推定について述べる。まず，地理的な密度の変動を調べることによって，系群境界の示唆を得ることが本研究の目的であるから，発見の緯度，経度の情報を共変量として取り扱う。緯度・経度による変動は問題の焦点であり，特に柔軟に分析する必要があるので一般化加法モデルを用いた非線形モデルによる分析を行う。北太平洋ミンククジラは，冬は赤道付近で繁殖を行い，夏はオホーツク海で索餌することが知られている（Hatanaka and Miyashita, 1997)。そのため，JARPN調査で発見されるミンククジラはオホーツク海への回遊途上のものであると考えられる。このことを考慮して，共変量として年，月もあわせて考慮することとする。さらに，回遊の際，ミンククジラが特に好む水温があるかどうかを調べるため，水温も1つの共変量として扱うことにする。最適水温の有無を見つけるのが目的であるので，ここでも線形モデルの使用は適当でなく，一般化加法モデルを使用することにする。

調査日kにおける期待遭遇群数を$E(n_k)$とするとき，n_kはポアソン分布に従うとして，

$$E(n_k) = L_k \hat{w}_k \exp(C + \alpha_{Year} + \beta_{Month} + lo(LAT, LONG, 1/h) + sp(SST)) \quad (2.26)$$

というモデルを考える。この式は（2.7）と同じ構造を持っている。ここで，L_kは日kの努力量で，オフセットとして扱い，パラメータ推定に関係しないものとする。$\hat{w}_k$は上の方法で推定した日kの有効探索幅であり，これもオフセットとする。Cは定数項，*Year*は年に関するカテゴリカルな共変量で1994年から1999年の6つの値をとる。*Month*は調査の行われた月で，4月から9月の6つの値を取り得る。*LAT*は1日の調査中に移動した緯度の平均値であり，*LONG*は経度である。*SST*は該当する日の表面水温である。$lo(\cdot,\cdot,1/h)$は局所重み付き回帰であり，空間中の各点での期待値を，その点に近い共変量に対する観測値の重み付き平均値で推定する（Chambers and Hastie, 1991)。$1/h$はスパンと呼ばれ，各点で局所回帰を行うのに用いられる全データ数の割合に対応する。$1/h$が大きければ，予測曲線は滑らかになるが，あてはまりは悪くなる。逆に，$1/h$が小さいならより粗い曲線になるが，あてはまりは良くなる。$sp(\cdot)$は自由度4の平滑化スプライン関数である（Chambers and Hastie, 1991)。平滑化スプラインの自由度は，局所重み付き回帰のスパンと同じく，曲線の滑らかさを規定するものである。2次の項に局所重み付き回帰を用いたのは，平滑化スプラインによる高次元への拡張は非常に複雑な計算を必要とするからである（Chambers and Hastie, 1991)。局所重み付き回帰で2次の項を含むように拡張するのは容易である。他の2次の項の効果も見るため，考えられるすべての2次の項を(2.26)に付加し，モデル選択を行った。例えば，(2.26) に$lo(Year, Lat, 1/h)$などを加えて検討した。また，不必要な効果を取り除くため，共変量を取り除いたモデルと(2.26)との比較も行った。最終的に選ばれたモデルを後の議論に用いた。

（2.26）のモデルの形は，Cumberworth *et al.* (1996）やHedley *et al.*（1999）のカウンティングモデルと呼ばれるものによく似たものになっている。共変量である*Year*と*Month*は基本的にカテゴリカル変数として入れられるが，他の共変量はスムーズ関数を用いてモデルの中に入れられ，GLMとGAMを融合した形のものとなっている。ここでは，表面水温をスプライン関数によって，緯度，経度は対にして局所重み付き回帰によってモデル化した。局所重み付き回帰のスパン$1/h$の適当な値は，hを1ずつ動かしてAICまたはBICを最小化することによって選ばれる。このとき，自由パラメータ数はパラメトリック部分のパラメータ数とノンパラメトリック平滑化の等価自由度（Chambers and Hastie, 1991）の和として計算した。等価自由度は，パラメトリック・モデルの自由度に対応したノンパラメトリック・モデルの自由度で，整数値とは限らない。スプライン関数の自由度は4に固定して，選択を行わなかった。

$1/h$の値を決定した後で，標本分散が理論的な分散（ポアソン分布に対しては，$var(n)=E(n)$）を越えるかどうかを検討するため過分散（over-dispersion）の存在を調べ（山田，北田，1997; 丹後，2000），必要なら過分散に関する調整を行った上で適当な共変量の選択を行った。過分散の存在は，クジラがランダムに分布するのではなく，集中分布していることを意味する。ここでは，過分散の有無をノンパラメトリック・ブートストラップ法（Efron and Tibshirani, 1993）を用いた仮説検定によって調べた。過分散に関するパラメータを推定するために，モデル（2.26）にさらに緯度と経度の組み合わせ以外の他のすべての2変数の交互作用（$\Sigma\, lo(X_i, X_j, 1/h)$ $(i \neq j)$）を付加したものを推定

モデルとして期待値 $\mu_i = E(n_i)$ とその分散 $V(\mu_i)$ を計算した。これを用いて，過分散に関するパラメータ c は，ピアソンのカイ二乗統計量とその自由度から，

$$\hat{c} = \chi^2 / df \tag{2.27}$$

として計算した。ここで，$\chi^2 = \sum_{i=1}^{n} \frac{(n_i - \hat{\mu}_i)^2}{V(\hat{\mu}_i)}$，$df$=全調査日数$-K$, Kは自由パラメータの数である（Burnham and Anderson, 1998)。

$c=1$ か $c>1$ かを検定するために残差のリサンプリングによるブートストラップ法を実行した。ここでは，ピアソン残差

$$r_i = \frac{n_i - \hat{\mu}_i}{V(\hat{\mu}_i)^{1/2}} \tag{2.28}$$

をリサンプリングの単位として用いた。ブートストラップサンプル r_i^* は，繰り返しを許して n 個の r_i の値から等しい確率 $1/n$ でそのひとつを抽出したものである。B 個のブートストラップサンプルに対してそれぞれ，$(r_1^*, \cdots, r_n^*)$ から過分散に関するパラメータ (c^*) を計算した。このとき，有意水準の推定値 ASL は

$$\hat{ASL} = \#\{c^{*b} < 1\} / B \tag{2.29}$$

として計算される（$b=1, \cdots, B$)。ここで，#は{ }内の条件を満たしたブートストラップサンプルの個数を意味する。仮説 $c=1$ は標準的な仮説検定の慣習に従えば，5％有意水準の片側検定で $ASL<0.05$ なら棄却されると考えられる。

上のブートストラップ仮説検定で $c=1$ が採択されたときには，変数選択はAIC，BICによって行うこととし，$c>1$ が採択されたときは，QAIC（Burnham and Anderson, 1998)，QBIC（Okamura *et al.*, 2001a)を用いてモデル選択を行うこととした。QAICとQBICは

$$\mathrm{QAIC} = -2\log\{L(\hat{\theta})\} / \hat{c} + 2K \tag{2.30}$$

$$\mathrm{QBIC} = -2\log\{L(\hat{\theta})\} / \hat{c} + \log(n)K \tag{2.31}$$

として計算される。

発見プロセスにおいて，AICおよびBICにより選択されたモデルは共変量SAだけを持つものであった。推定されたパラメータと平均有効探索幅をTable 1に示す。ハザードレイト発見関数が，プログラムDISTANCEの中の有効な発見関数の中で最小のAICを持っていたので，発見関数のモデルとして用いることにした。北太平洋ミンククジラはほとんど1頭群れであるので群れサイズの影響は小さく，有意ではなかった。SAの増加は有効探索幅を増加させるものであった（SAが小さいほど目視に良好な条件である)。

遭遇プロセスにおいて，AIC，BICを最小化するスパンはそれぞれ$1/h=1/31$，$1/h=1/2$ であった。$1/h=1/31$では十分な平滑化がなされず，いかなる有効な示唆も見出すことができなかった。そのため，本研究ではBICの結果のみを採用した。ただし，逆にBICの結果は過剰に平滑化されている可能性があるので，いくつかのより大きな h の値についても検討を行った。

観測された過分散パラメータは1.47であった。ピアソン残差を用いた10,000回のブートストラップ検定による結果，推定された有意水準は$\hat{ASL}=0.0004$であった。95％信頼区間は[1.195, 1.783]となった。以上より $c>1$ が尤もらしいと考えられるので，以下では過分散に対して調整したモデル選択規準QBICを用いた。

推定された有効探索幅を用いて，遭遇に関するモデルに対するモデル選択によって選ばれたモデルは，

$$E(n_k) = L_k \hat{w}_k \exp(C + lo(LAT, LONG, 1/2) + lo(Month, LAT, 1/2)) \tag{2.32}$$

であった(QBIC=769.89)。2番目に小さなQBICを持つ

Table 1. The estimates and the standard errors of the parameters for the detection process.

	Value	Standard Error	t value	Sample Size
SA1	−1.660	0.145	−11.436	51
SA2	−1.733	−1.733	−15.046	81
SA3	−1.495	−1.495	−17.782	152
SA4	−1.432	−1.432	−14.220	106
SA5	−0.856	−0.856	−3.600	19
β_0	0.723			

The estimated mean effective search half-width	
w_0	0.452

モデルは，共変量として*Year*+*lo*(*LAT,LONG*,1/2)+*lo*(*Month,LAT*,1/2) を持っていた（QBIC=771.59; ここで，年は連続変数である)。h に対する感度解析のため，上で選ばれたモデル (2.32) の h を増加させて，QBICを調べた。依然として$h=2$を持つモデルが最小QBICを持つモデルとして選ばれた。各共変量に対する残差のプロットは任意の系統的な傾向を示さなかった。最終的に選ばれたモデルの平滑化プロットをFig. 6に示す。Fig. 6の上側のプロットは緯度と経度に関する局所重み付き回帰から得たプロットで，下側のプロットは月と緯度の交互作用に関するものである。Fig. 6は高緯度の密度が高い傾向にあり，月が進むとともに高密度領域が北に動くことを示している。

最後に，1°×1° 区画の月ごとの密度を最終的に選ばれたモデルから予測した（Fig. 7)。各区画内の月々の密度指数は対数変換後に標準化することによって計

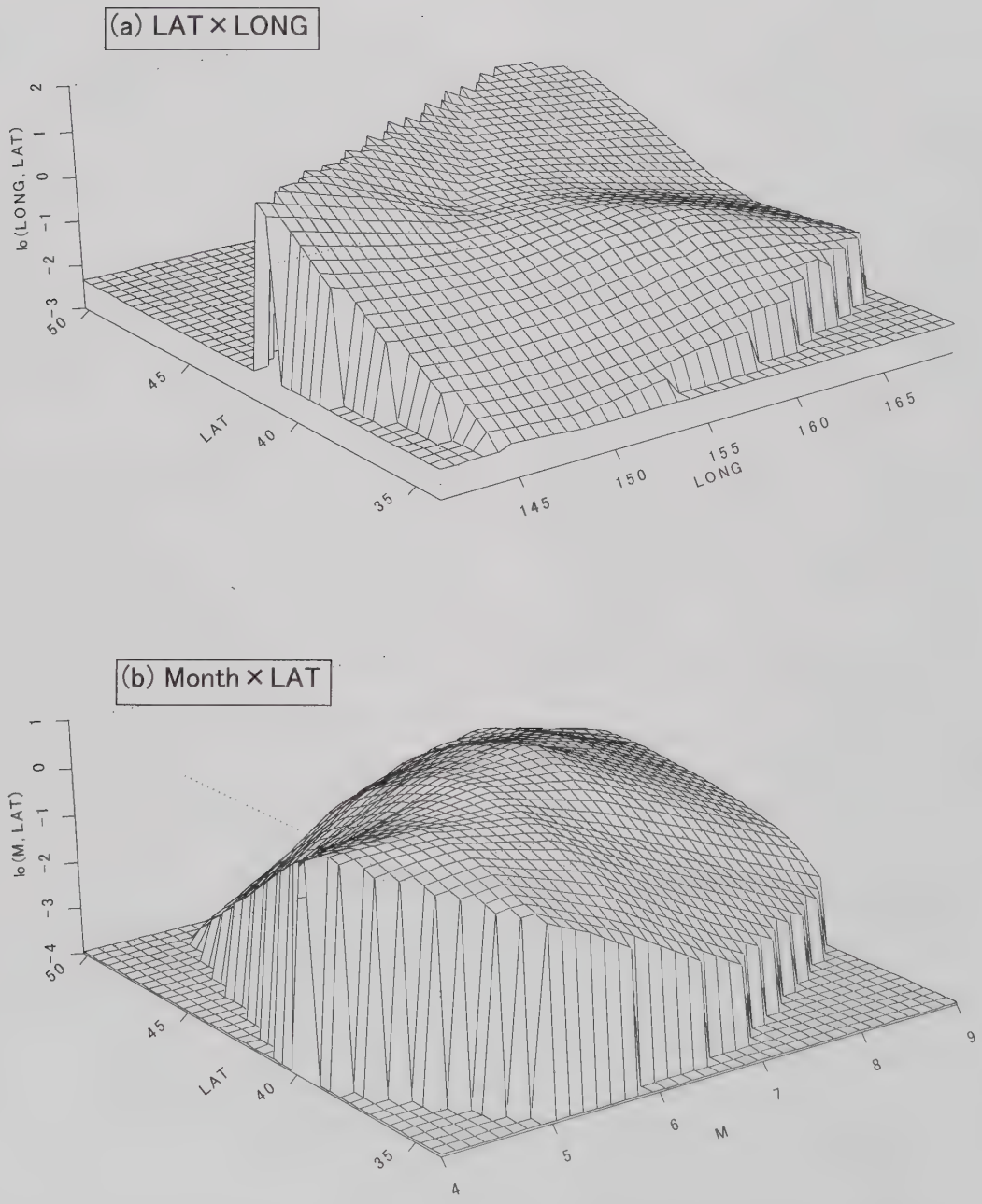


Fig. 6. Perspective plots of fitted loess smooth functions in the generalized additive model. The top plot is for latitude and longitude, and the bottom for month and latitude

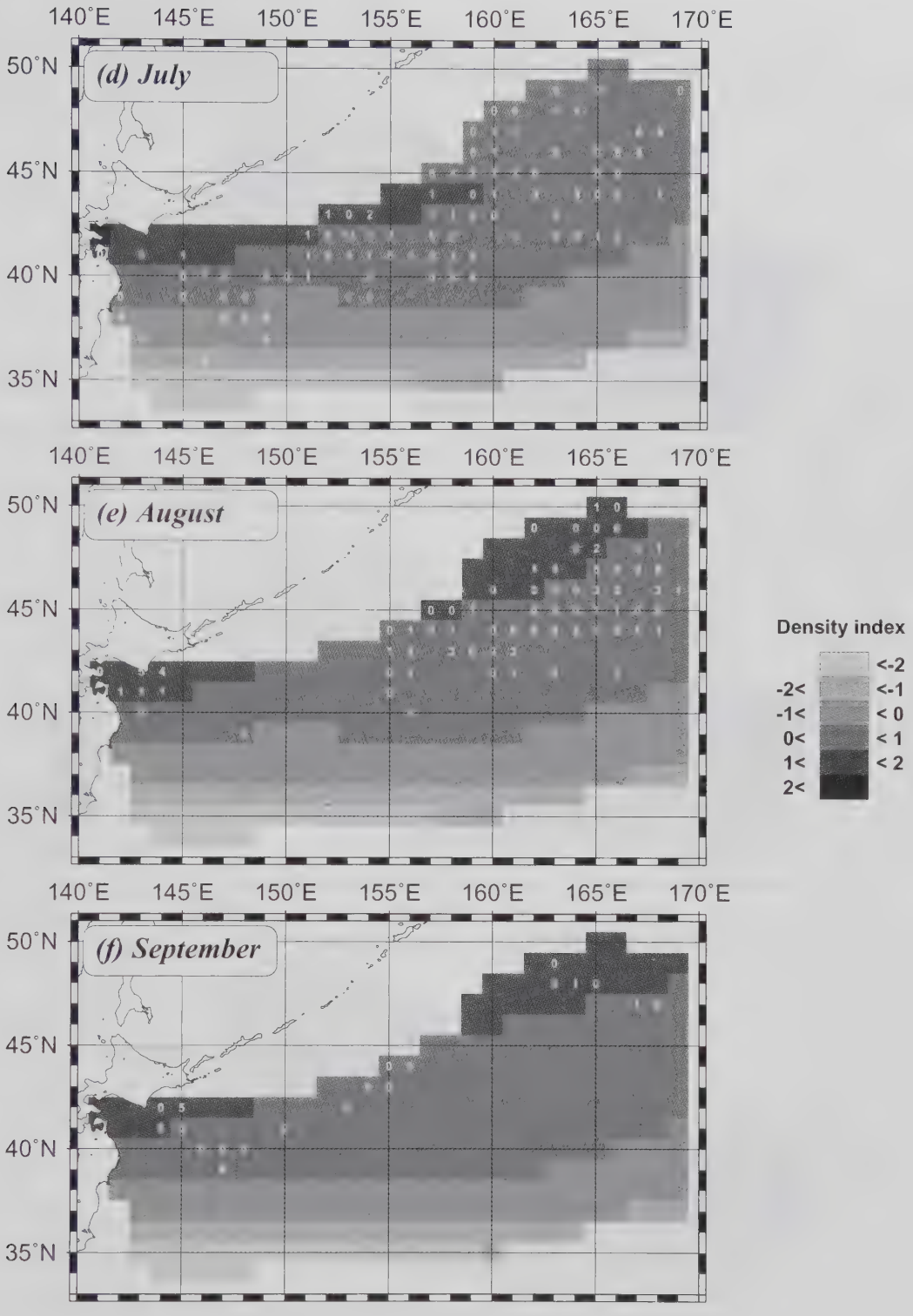


Fig. 7. The predicted density indices of North Pacific minke whales in (a) April, (b) May, (c) June, (d) July, (e) August and (f) September. The density index calculated in one degree square cell is standardized after logarithm transformation. The figure in one degree square cell is the actual sighted number for schools of whales.

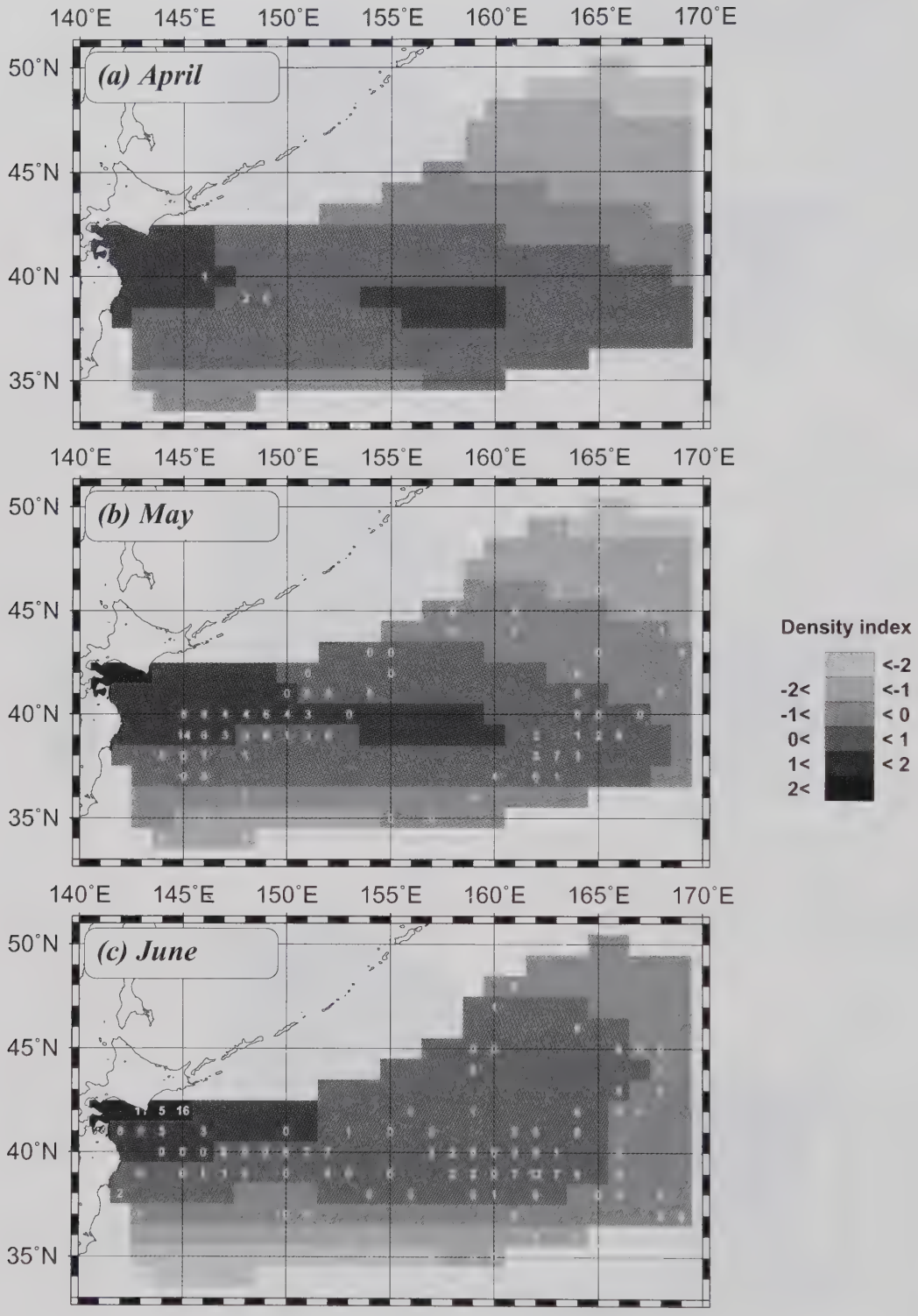


Fig. 7. (Continued)

算した。すなわち，密度指数を，次の標準化密度指数

$$DI_{Lat,Long,Month} = \frac{\log(density(LAT,LONG,Month)) - \overline{\log(density(Month))}}{\sqrt{Var(\log(density(Month)))}} \quad (2.33)$$

によって与えた。ここで，

$$density(LAT,LONG,Month) = \exp(C + lo(LAT,LONG,1/2) + lo(Month,LAT,1/2)) \quad (2.34)$$

$$\overline{\log(density(Month))} = \frac{1}{n_L}\sum_{LAT,LONG}\log(density(LAT,LONG,Month)) \quad (2.35)$$

$$Var(\log(density(Month))) = \frac{1}{n_L - 1}\sum_{LAT,LONG}(\log(density(LAT,LONG,Month)) - \overline{\log(density(Month))})^2 \quad (2.36)$$

である。n_LはFig. 7の色つき区画数に等しい緯度と経度の組み合わせの数である。

2−3 まとめ

一般化加法モデル(GAM)は，北太平洋以外の領域でも密度の分布パターンを知るために適用されている(Palka, 1995; Hedley *et al.*, 1999)。本稿でGAMを用いて得た結果から，沿岸と沖合の間にミンククジラの密度の顕著な減少は見られず，北西太平洋のミンククジラが複数の系群を持つという証拠は得られなかった(Fig. 6, 7)。それ故，北太平洋海域をより適当な管理海区に分割する必要性は支持されなかった。

モデル選択はAICではなくBIC(QBIC)を用いて行われた。AICはBICより大きなパラメータ数を持つモデルを選ぶ傾向があり，必要とされるパラメータ数を過大推定する傾向があることが知られている（Kass and Raftery, 1995)。実際のところ，局所重み付き回帰関数に対するスパン($1/h$)はBICでは0.5となったのに，AICは0.032というかなり小さな値をとった。しかし，BICの結果は保守的にすぎる可能性もあり，選ばれたスパンが大きすぎて調査海域内の真の密度変動を見落としている可能性は否定できない。そこで，AIC_c (Burnham and Anderson, 1998) や CAIC (Bozdogan, 1987) のような他の情報量規準の結果を調べた。AIC_cでは$1/h=0.05$となり，CAICでは$1/h=0.5$となった。Burnham and Anderson (1998) は，AIC_cの使用を強く推薦しているが，この例でAIC_cにより選ばれたスパンの値はまだ非常に小さく，空間的な構造を視覚的に見出すには実用的であるとは考えられなかった。それ故，$1/h=0.25$, 0.125の値に対して，Fig. 6, 7に対応するプロットを作成した。これらのプロットは，低緯度から高緯度にかけてある程度平滑化の程度が減少したのを除けば，Fig. 6, 7のものとよく似ており，異なる印象を与えるものではなかった。しかし，情報量規準として何をどのように用いるべきか，あるいは情報量規準以外のモデル選択法の利用についても将来的には考察されるべきである。

Fig. 6は，時間の経過（季節変化）とともに高緯度の密度は増加し，低緯度の密度は減少することを示している。この結果は，Hatanaka and Miyashita (1997) が提示した北太平洋ミンククジラの回遊パターンと一致している。Fig. 7は，このような季節的な密度変化をさらに明確に示している。このような移動の推定を餌生物の移動などと結合すれば，捕食・被食のより精確な影響を評価することができるようになると考えられる。さらに，捕獲物から得られる性別や年齢，性状態などの情報を組み合わせて，北太平洋ミンククジラの生活史をより詳細に探ることが期待される。

第3章 目視調査からの個体数推定

3−1 従来の個体数推定法の問題点

第2章でライントランセクト法による個体数推定法について述べた。ライントランセクト法は，鯨類の個体数推定の標準的な方法であり，鯨類をはじめとする海産哺乳類の資源評価において頻繁に用いられてきた。当初，IWCは鯨類個体数の評価のため，標識放流による方法や個体群動態モデルを用いた方法などを用いてきたが，いずれも結果の信頼性に欠けるとして，現在ではこれらの方法を個体数推定のために利用することは少ない。例えば，標識放流においては再捕数の少ないことや標識の脱落の可能性（笠松，2000）があり，個体群動態モデルにおいてはCPUEが個体数に比例していないこと（田中，2002b）が問題視された。目視調査による個体数推定法はその理論的な進展に伴って，現在では鯨類の個体数評価のための標準的な方法として確立している。

ライントランセクト法には第2章で述べたような4つの仮定が課されている。特に，1) の調査線上の発見確率が1($g(0)=1$)であるという仮定は，海産哺乳類の個体数推定における最も重要な問題として大きく扱われてきた（Buckland *et al.*, 1993)。鯨類資源の場合，潜水浮上行動を繰り返し，浮上した時のみ発見することが可能であるので，特に発見の難しい鯨類では$g(0)=1$という仮定はしばしば破られることが想定される。こ

の仮定が成り立たなければ，個体数は過小推定されるので，調査線上の見落としを失くすように，例えば観察者の数を増やすとか，双眼鏡などを利用して目視範囲を広げるなどの様々な工夫をなすことが必要である。しかし，実際に調査デザインが$g(0)=1$の仮定を満たしているかを調べるためには，$g(0)$を推定する必要がある。個体数の過小推定は，資源管理の面から見れば個体数を低めに見積もり保守的であるという点から，一見安全な値であると考えることができるが，資源管理には個体数の正確な増加・減少傾向を知ることが重要なことを考えると，年によって$g(0)$が異なるような場合，管理上も問題となるということが考えられる（岸野，1991）。また，鯨類を生態系モデル中のひとつの構成要素として考えたとき，個体数の過小推定は，餌生物へのインパクトを過小に見積もることになり，複数種管理に問題をもたらすであろう。$g(0)$の推定も込みにした鯨類の個体数推定法の開発は個体群の評価・生態系の評価において重要な課題である。$g(0)$推定の問題点や歴史については，Buckland *et al.*（1993）に詳しい。特に，ミンククジラは，比較的小さなヒゲクジラであるので，水面に浮上する体の一部や呼吸の際の噴気がともに小さく，見落としが大きいことが考えられる。ここでは，IWCで行われた南氷洋ミンククジラ調査内で$g(0)$を推定するために行われた実験の例を簡潔に紹介する。

IWCのもとで毎年実施されている南氷洋ミンククジラ目視調査（IDCR/SOWER）では，変動速度実験というものが行われた（Buckland *et al.*, 1993）。これは速度を変えて船を走らせ，その発見率の差から$g(0)$を推定するというものである。船が止まっていたら，クジラが潜水・浮上を繰り返していてもいつかは発見できるという考えに基づいている。IDCR/SOWERでは速度を6 knotと12knotで実験し，遅いほうが$g(0)=1$に近づくので，その差から$g(0)$の推定を試みた。しかし，この方法からの推定値はひどく精度が悪く，適用結果のすべてにおいて$g(0)$の信頼区間の上限は1を越え，$g(0)$の下限が1を越えることもあった（Butterworth, 1986）。Cooke（1985）は，船の速度が遅くなるとき，クジラのランダムな動きの影響が相対的に大きくなって無視できなくなるというこの方法の問題点を指摘した。方法は後に改良され，若干の精度の向上があったが，まだ十分ではなかった。

また，IDCR/SOWERにおいて独立観察者実験も行われた。これは，次のように目視調査の中で標識再捕法の考えを踏襲したものである（Buckland *et al.*, 1993）。互いに連絡を取り合わない観察者Aと観察者Bが調査線上でともにクジラ40頭を発見したとして，そのうち両方から発見されたクジラの頭数は10頭とする。A，Bの見落とし率は等しいと仮定する。まず観察者Aの発見は，本来ならN個体見るところを，見落としがあるので40頭しか見られなかったと考えられる。次に，観察者AとBの二重発見に注目して，Aが発見したクジラのうち，Bは見落としがなければ40頭まるまる発見できたはずであるが，見落としにより10頭しか発見できなかった。Aは全個体N頭中40頭を発見し，BはAの発見40頭のうち10頭だけを発見したので，2人の見落とし率は等しいという仮定から，$40/N=10/40$より，$N=160$が得られる。見落としがなければ160頭見ていたところを，見落としにより40頭しか見ていなかったのである。$g(0)=40/160=10/40=1/4$である。160頭の4分の1であるから，実際発見されたのは40頭の発見である。二重発見頭数は$160\times(1/4)^2=10$頭である。

船舶を用いたこの方法のデザインには次の3つが考えられる（Schweder, 1990）。

1）2隻の船を平行に走らせる

2）2隻の船を平行に走らせ，しかも1隻を遅らせる

3）1隻の船に独立観察者を置く

この他に，飛行機やヘリコプターとの組み合わせも考えられる（Buckland and Turnock, 1992）。1），2）の調査により，$g(0)$を推定する方法が考案された（Buckland, 1986, 1987; Kishino, 1986; Kishino *et al.*, 1988）が，異なる船上で記録された時間・位置を照合してどれが二重発見であるかを判定する困難さ，3）に比して費用がかかることなどから，3）の方法が現在，IDCR/SOWERで通過方式（Passing mode）の調査として実施されている。尚，1隻の船上に違う範囲を探索する独立観察者を置くことにより，1）または2）と同様のデザインを作り出し，$g(0)$推定を行うことも可能である（Buckland and Turnock, 1992）が，本稿ではIWCが南氷洋で行っている調査のもとでの$g(0)$推定を扱うため，1）または2）の調査デザインでの個体数推定法をこれ以上扱わない。

3）の方法の問題点は，独立観察者が同じ船の上から同じ視界の範囲を探索するため，クジラの発見が実際には独立にならないことである。$g(0)$の推定法は北大西洋のミンククジラ調査において特に発展した。北大西洋ミンククジラ個体数推定の基礎となるモデルは，離散ハザード関数に基づくハザード確率モデルである（Schweder, 1990; Schweder *et al.*, 1993, 1997）。$g(0)$推定を可能にするモデルの多くが独立観察者によるクジラの発見の独立性を仮定している（Alpizar-jara and Pollock, 1996; Borchers *et al.*, 1998a; Manly *et al.*, 1996; Quang and Becker, 1997）のに対して，ハ

ザード確率モデルはクジラの発見の独立性を仮定せず，クジラの浮上の発見に独立性を仮定していることが特徴である。

ここに，発見の独立性の問題を考える。標識再捕法の考えを踏襲した$g(0)$推定法では，二重発見の頭数として，$160\times(1/4)^2=10$頭という算定式が使われた。これは，暗にAとBの発見が独立で$g_{AB}(0)=g_A(0)g_B(0)$であることを仮定していることを意味する（ここで，添え字A，Bは観察者A，Bの発見関数であることを意味し，ABはA，B共通の発見の発見関数である）。しかし，潜水・浮上行動があるとこの独立性は成り立たない。というのは，この場合，クジラが浮上していて発見できる状態になっているという条件の下でだけ独立となるからである。例えば，コインを振って表が出たときだけ，二人の人が同時にサイコロを振るとして，両方とも1の目をだす確率はいくらになるかという問題を考える。この場合，ひとりがサイコロを振って1の目をだす確率は1/6，同時に振って両方1の目となる確率は$(1/6)^2=1/36$であるから，二人の人をA，Bとして，$Pr_A(1)Pr_B(1)=Pr_{AB}(1)$である（ここで，$Pr_A(1)$（$Pr_B(1)$）は$A$（$B$）が1の目をだす確率，$Pr_{AB}(1)$は$AB$両方とも1の目をだす確率とする）。これは独立性が成り立っていることを意味するが，コインを振って表が出たときだけという条件のもとでの独立性である（従って，上の確率は$Pr_A(1)$ではなく，$Pr_A(1|表)$と条件付き確率の形で書かれるべきものである）。コインを振って表が出たという確率を考慮すると，A，Bがそれぞれ1の目をだす確率は$1/2\times1/6=1/12$，AB両方とも1の目をだす確率は$1/2\times(1/6)^2=1/72$となり，$Pr_A(1)Pr_B(1)=(1/12)^2=1/144\neq Pr_{AB}(1)=1/72$である。つまり，$Pr_{AB}(1)=2Pr_A(1)Pr_B(1)$となる。この例のように，$A$と$B$が独立にサイコロを振ったとしても，コインの表裏によってサイコロを振るか振らないかが決まるとすると，両者の独立性は満たされないことになる。サイコロを振るという行動を浮上しているクジラの発見に，コインの表裏をクジラの浮上・潜水に置き換えると，独立観察者を船上に配置したとしても発見の独立性が成立しないことが理解できる。潜水・浮上行動により，両者の二重発見の確率は，独立であるとした場合(1/144)よりも大きくなっている(1/72)ことに注意しなければならない（潜水・浮上行動により発見に正の相関が誘導されている）。先の一人が40頭，二人で10頭の例で，これを知らず独立性を仮定して解析すると$g(0)=1/4$であるが，今$g_{AB}(0)=cg(0)^2$($c>1$; 上のコインとサイコロ例では$c=2$)であるので，本来は$g(0)=1/(4\sqrt{c})$であるはずである。$\sqrt{c}>1$であるので，独立性を仮定したままでは$g(0)$を過大推定してしまう（真の$g(0)<1/4$）。これは個体数の過小推定を導く。

本稿では，まず北大西洋で開発されたハザード確率モデルの概要を述べ，それらを発展させて新しい個体数推定法を開発する（Okamura *et al.*, 2003a）。

3−2 調査線上の発見確率推定をあわせた個体数推定法

3−2−1 調査線上の発見確率の推定を可能にする最近の方法

$g(0)$の推定を含んだ個体数推定モデルは北大西洋ミンククジラを対象として目覚しい発展をとげた。上に見てきたように同一船上の独立観察者による目視データによる$g(0)$推定の問題は，独立観察者の発見確率$g(x)$の独立性を仮定したことによるものであった。発見確率$g(x)$に独立性を仮定するのではなく，個体の浮上を発見する確率をモデル化し，それが独立であると仮定することはより自然である。このような考えに従って，鯨類のような潜水・浮上を繰り返す動物に対する発見関数として離散ハザード関数$Q(x, y)$を用いたライントランセクト法が考案された（Schweder, 1990）。この基本的なアイディアは次のようなものである。上のコインとサイコロの例で，コインは浮上・潜水のパターン，サイコロは発見プロセスと考えると，コインを投げて表が出た（クジラが浮上した）という条件の下でのサイコロの1の目が出る確率（クジラを発見する確率）は独立であった。このことより，クジラの浮上後の位置での発見確率は独立性を満足すると考えて，モデルを構成することができる。浮上の位置は，横距離xだけでは表すことができないので，前方の距離（縦距離）も考えて，船から横距離x，縦距離yの位置にいるクジラの浮上を発見する確率Qを

$$Q(x, y)=Pr\{(x, y)にいるクジラを発見 \mid クジラは以前に未発見\cap クジラが浮上\} \quad (3.1)$$

と定義する（Fig. 1）。このとき，相対位置(x, y)でクジラが浮上しており，以前にはそのクジラを発見していないという条件の下で，二人の独立観察者が同時にクジラを発見する確率は$Q(x, y)^2$である。観察者はクジラを発見したら，それが船の真横に来るまでずっと見ていて，浮上するごとに時間と位置を記録（トラッキング）するとする。Aが先に発見したとき，Bがそのクジラのある浮上を発見するなら“成功”，Bが発見しないなら“失敗”と考えると，成功確率Qのベルヌーイ試行となる。例えば，6個の浮上に関する独立

なデータがあって，成功が3回なら$Q=1/2$と推定できる。従って，浮上発見の成功・失敗のデータから浮上の発見確率Qが推定される。Qを用いてクジラの発見関数$g(x)$を導くことができれば，さらにそれを積分して有効探索幅を推定できる。このとき，$g(0)=1$を仮定する必要性はないので，$g(0)<1$が正しい時にも個体数を推定できる。

個体数推定の際，我々が知りたい発見確率はクジラを初めて発見する確率であり，それはPr(クジラを発見)$=Pr$(クジラを発見|以前に未発見) Pr(以前に未発見)$=Q(x, y)\mathrm{E}\{\Pi_{以前}(1-Q)\}$という構造を持つ。クジラが$(x, y)$に来る以前に浮上していても見落とされる確率は，以前の全ての場所で見落とされなければならないので$\Pi_{以前}(1-Q)$となる。$\Pi_{以前}$は以前の全ての浮上位置でそれを見落とした確率を掛け算するという意味である。それ以前には見落としていて，(x, y)で初めて発見する確率をqと書き，

$$q(x,y)=Q(x,y)E[\prod_{i\geq 1}\{1-Q(X_i,Y_i)\}] \tag{3.2}$$

と定義する（Schweder, 1990）。ここで，(X_i, Y_i)はクジラが(x, y)に来る以前の浮上の相対位置（$i=1,2,\cdots$）である。

このとき有効探索幅は次のようにして推定される。エリア内のクジラの密度をDとする。単位時間あたり期待される浮上回数をλ回とすると，微小時間dt，微小エリア$dxdy$で発見される期待頭数は$2D\lambda q(x, y)dtdxdy$である。係数2は船の左右両側で発見があることによる。群れの大きさが発見確率に与える効果を無視すると，(2.9)より，発見される頭数の期待値$E(n)$は$2DLw$である。それ故，wに(2.10)を適用すると，

$$E(n)=2DLw=\iiint 2D\lambda q(x,y)dtdxdy=2DL\int_0^\infty g(x)dx \tag{3.3}$$

となる。ここで，$L=\int vdt$（vは船の速度で一定とする）であり，

$$g(x)=\left(\frac{\lambda}{v}\right)\int_0^\infty q(x,y)dy \tag{3.4}$$

である。$g(x)$を知れば有効探索幅は求まり，個体数が計算できる。この有効探索幅は潜水・浮上のプロセスを考慮に入れたものなので，$g(0)<1$のときの個体数推定値となりうる。(3.4)で，vは船の速度（一定）なので既知であるが，単位時間あたりの（期待）浮上回数λは未知である。それ故，λの値を知らなければ，有効探索幅ひいては個体数の推定ができない。Schweder（1990）は，ミンククジラに装着したラジオ・トラッキング装置から得たデータを用い，シミュレーションを活用することにより$g(0)$を推定した。シミュレーションのやり方は以下の通りである。まず，広い海域を想定して，コンピュータ内でクジラを仮想した点をそのエリアにばらまく。ひとつひとつの点（クジラ）にランダムにラジオ・トラッキングデータから得られた潜水・浮上プロセスを付加する。これによって，ある時間には潜水していていない（消える）ことになり，ある時間では存在する。この海域に速度vで船を走らせる。位置(x, y)にいるクジラを発見する確率は$Q(x, y)$であるが，消えているときには発見できない。発見されたクジラはエリアから取り除かれる。このようにして得られたデータから，通常の連続ハザードレイト関数（2.20）を用いて個体数N_eを推定すると，これは$g(0)<1$を補正していない個体数である。今，シミュレーションであるから真の個体数N_Tは分かっているので，$g(0)=N_e/N_T$によって，$g(0)$が推定できる。ここでは，ベルヌーイ試行によってQを推定し，それとラジオ・トラッキングデータからシミュレーションを構築して$g(0)$を推定するので，独立観察者実験データと潜水・浮上に関する外部情報しか用いていない。最終的に，通常の目視調査による個体数は，$g(0)=1$を仮定して連続ハザードレイト関数により別に推定し，上記シミュレーション法で推定した$g(0)$で割ってやり，$g(0)<1$を考慮した個体数推定値を得るという方法である（目視調査の一部だけで独立観察者実験を行い，全海域では独立観察者をおかない通常のラインセクト法に従ったので，このような方法を用いている）。この方法は，横距離xのみで定義されるクジラの発見関数$g(x)$の独立性$g_{AB}(x)=g_A(x)\,g_B(x)$を用いていない。用いられているのは，浮上の発見確率の独立性$Q_{AB}(x, y)=Q_A(x, y)Q_B(x, y)$である。それ故，先に提起された発見の依存性の問題は生じない。

Schweder *et al.*（1993）は，独立観察者実験だけでなく通常の目視データも同時に用いて発見関数を推定する新しい方法を提示した。これは，次のようなシミュレーション尤度法（simulated likelihood method）に基づくものである（Schweder and Host, 1992）。先のシミュレーションは実際の目視プロセスを模したものである。従って，得られるデータ（距離，角度）の分布は実際の目視調査によって得られたものと同じようになるはずである。逆に，実際の観測の距離，角度分布とシミュレーションによる分布がまったく違っていたら，これはQの推定が間違っていたと推測される。このことは，通常の目視調査による発見位置の情報がQの情報を持っていることを示す（上の方法ではQの推定に通常の目視調査の発見距離の情報を使わず，

Qと通常の目視調査の$g(x)$を別々に推定していた)。これより，独立観察者実験と通常の目視調査の距離情報を使って，より正確にQを推定することが可能である。Qのパラメータをθとし，$Q=Q(x, y|\theta)$と書く。このとき，最大化すべき対数尤度は

$$\log L(\theta)=\log L_B(\theta)+\log L_I(\theta) \qquad (3.5)$$

と書かれる。ここで，L_Bは独立観察者の発見に伴うベルヌーイ試行の尤度関数，L_Iは位置データの尤度関数である。位置データの方は，まずθを決めてQを固定し，それに従ってシミュレーションを行うことにより位置のデータ$\beta=[ER, EX, Pr(X>0.5)/Pr(X<0.1)]$を得る。ここで，$ER$は目視までの直達距離の期待値，$X$は横距離をあらわす確率変数，$EX$はその期待値，$Pr$は確率を示す。これが目視調査からの観測と合致するように，すなわち（3.5）の尤度関数を最大にするようにθを変えて計算を繰り返し，最適なθを決定するのである。(3.5）の対数尤度を最大にしてθが決まったら，再びシミュレーションをすることにより，$g(0)$推定値が得られる。この方法は，位置データの（近似）尤度をシミュレーションによって導出することから，シミュレーション尤度法と呼ばれた。

一方で，シミュレーションに基づかない方法も考案された。横距離xの確率密度は$f(x)=g(x)/w$ （$w=\int g(x)dx$）であり，$g(x)$は（3.4）で計算できる。ラジオ・トラッキングデータから浮上パターンのデータが得られているとすると，(3.2）を使ってqを数式で書き下すことができる。それ故，発見位置に関する尤度はSchweder *et al.*（1993）のようにシミュレーションを使わなくても推定が可能である（Cooke, 1992)。この考えに基づく発見位置の対数尤度関数は，

$$\log L_I(\beta)=\sum \log q-\log \int q dxdy \qquad (3.6)$$

と書くことができる。Cooke（1992）はさらにシミュレーションテストによって，ベルヌーイ尤度と位置尤度をあわせた方が精度の良い推定になること，$g(0)$を単独で推定するよりも有効探索幅wを直接推定した方が，精度が良いことなどを示した。また，浮上の系列でなく平均浮上率の正確な推定値を得ることが重要であることも指摘した。

さらに，Cooke（1994）は浮上がポアソン過程に従うと仮定したとき，(3.2）は，

$$q(x,y)=Q(x,y)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^{\infty} Q(x,y)dy\right\} \qquad (3.7)$$

と表せるとした。これは，微分方程式

$$\partial q(x,y)/\partial y=-(\lambda/v)Q(x,y)q(x,y) \qquad (3.8)$$

を解くことにより得られる。シミュレーションによって，(3.7）を用いた推定値は，観測された浮上パターンに基づく（3.2）のものと大きく変わらないことが示されたので（Cooke, 1994)，その後の多くのハザード確率モデルでは，ずっとシンプルな（3.7）が使われることとなった（Cooke, 1997; Schweder *et al.*, 1997; Skaug and Schweder, 1999)。Cooke（1994）は，ブートストラップ法を用いて個体数推定の精度の中にλの不確実性を取り入れる方法を提案している。

近年には，Schweder *et al.*（1997）により，ずっと洗練されたハザード確率モデルが提唱されている。彼らは（3.7）のポアソン過程に従う浮上プロセスを用い，二重発見を同時二重発見と遅れ二重発見に分け，それぞれを3項確率モデルとベルヌーイ試行モデルで表現して尤度を構成し，測定誤差や二重発見の判定誤りをシミュレーション尤度法で扱う方法を採用した。Schweder *et al.*（1997）により，北大西洋ミンククジラ個体数推定のために得られた情報を最大限に活かしたモデルが与えられたと言える。Cooke and Leaper（1998）は一般的なハザード確率モデルの構造を与え，クジラの浮上のトラッキングが必要ないモデルを提唱した。これにより，目視観察員は通常の目視調査と同じように一定の目視努力量でクジラの探索に従事することができるようになった。さらにCooke（2001）は，ラジオ・トラッキングデータなどの外部情報を用いなくとも，平均浮上率λを尤度関数の中で推定することが可能であることを示した。しかし，Cooke（2001）のモデルは近似的な尤度関数を用いていたため，尤度原理に基づく統計手法の使用ができないという欠点が指摘されている（Skaug, 2001)。

一方，Skaug（1997）とSkaug and Schweder（1999）は，横距離だけを使った比較的容易に取り扱えるハザード確率モデルを提案している。それ以前に発見していないという条件のもとで，観察者AまたはBが浮上しているクジラを発見する確率は，

$$Q_{A\cup B}=Q_A+Q_B-Q_{A\cap B}=Q_A+Q_B-Q_AQ_B \qquad (3.9)$$

である。(3.7）から浮上パターンをポアソン過程で近似したときの発見確率は，

$$g(x)=1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty} Q(x,y)dy\right\} \qquad (3.10)$$

である（Butterworth, 1982b）ことから，A または B の少なくともどちらか一方がクジラを発見する確率は，(3.10) の g と Q に添え字 $A\cup B$ をつけて，(3.9) を代入すると，

$$g_{A\cup B}(x)=1-\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}\{Q_A(x,y)+Q_B(x,y)-Q_A(x,y)Q_B(x,y)\}dy\right] \tag{3.11}$$

となる。(3.10) は (3.4) と付録1の公式1から導出される。これから，(3.11) を横距離 x で積分した有効探索幅を $w_{A\cup B}$ と書くとき，対数尤度関数

$$\begin{aligned}\log(L)=&\sum_{i=1}^{n_A}\log\{g_{A\cup B}(x_i)-g_B(x_i)\}\\&+\sum_{j=1}^{n_B}\log\{g_{A\cup B}(x_j)-g_A(x_j)\}\\&+\sum_{k=1}^{n_{AB}}\log\{g_A(x_k)+g_B(x_k)-g_{A\cup B}(x_k)\}-n\log w_{A\cup B}\end{aligned} \tag{3.12}$$

を最大化することによって，パラメータを推定し，個体数を推定することができる。ここで，n_A，n_B，n_{AB} はそれぞれ A の単独発見（A は発見したが B は見落とし），B の単独発見，A と B の二重発見の個数を示し，$n=n_A+n_B+n_{AB}$ である。このとき，Schweder (1990) やCooke (1992, 1994) と同様に，浮上率に関するパラメータ λ はライントランセクト法による目視データからではなく，別の実験データから推定されなければならない。このモデルは，シンプルなモデルであるのと同時に，Cooke and Lepaer (1998) で与えられたモデルと同じくクジラの浮上のトラッキングが必要ないことが特徴的である。

3−2−2 新しいハザード確率モデル

南氷洋ミンククジラの個体数はIWCのもとで毎年実施されているIDCR/SOWERを通して推定されている。IDCR/SOWERは，南極海を6海区に分けて，毎年順番に1つの海区を目視調査することにより南極海にいるクジラの個体数を調べることを主な目的とし，1978年から開始され，現在南極海の全周調査の3周目を終えようとしているところである。ただし，最近年では目的の多様化により，1海区を複数年に分けて調査することが多くなり，6年間で南極海全周の調査が完了するわけではなくなってきている。これまでのデータを用いた標準的なライントランセクト法による解析から，2周目に比して3周目では南氷洋ミンククジラの個体数が大きく減少をしているという結果が得られている。すなわち，2周目の推定値766,000頭(CV＝0.091)に対し，3周目の推定値は268,000頭(CV＝0.093)である。ただし3周目は調査が未完成であるので，推定値に未調査域のものが含まれていない（Branch and Butterworth, 2001）。国際捕鯨委員会・科学委員会(IWC/SC)は，このきわめて大きな減少に対して，実際の減少ではなく，何らかの理由によるみかけの減少の可能性も否定できないとして，次の原因をあげている。

1. 調査線上の発見確率の変化
   経験の浅い目視観察員が増えたことにより，調査線上の発見確率 $g(0)$ が2周目から3周目に移って減少した可能性がある。
2. 平均群れサイズの変化
   観測された群れサイズの平均値の減少から考えて，資源の中の群れサイズの組成の変化により1頭群れが増加し，発見が難しくなった可能性がある。
3. 調査海域の変更
   2周目までは南緯60度以南を調査していたが，3周目からは比較的低密度の北部海域に調査範囲が拡大した。
4. 氷縁位置の変化
   氷縁にはミンククジラが多く分布するが，年による氷の変動により調査範囲は変動する。
5. 氷縁より南にいるクジラの割合の変化
   氷により船舶が入っていけない海域にもクジラが分布できる領域があって，そこに入り込んでいる可能性がある。
6. 調査の開始時期の変化
   2周目から3周目にかけて調査開始時期は遅くなっていった。これによりミンククジラの回遊のピークを逃している可能性がある。
7. “ミンククジラらしい”と分類されるクジラの割合の変化
   調査の記録方法の変更により，近年，種の同定が疑わしいクジラは“ミンククジラらしい”と記録され，個体数推定には用いられていない。
8. 通過方式に比較した接近方式の偏りの変化
   南氷洋鯨類目視調査では，通過方式（Passing mode）と呼ばれる調査線上からの逸脱を厳密に禁止した調査と，発見したクジラの種・群れの大きさの確認のため調査線を離れて群れまで確認に行く接近方式（Closing mode）という調査を同時に行っている。接近方式は，調査線を離れることや，群れ確認中の発見（二次発見と呼ばれ，個体数推定に含まれない）により偏りが生じる可能性が指摘されている（Branch and Butterworth, 2001）。この偏りが年によって変化している可能性がある。

上にあげたいくつかの原因については既に解析が行われ調べられてきているが，特に近年，目視観察者の

世代交代により南氷洋での目視調査経験の少ない若い観察者が増えたことなどから，IDCR/SOWER調査の2周目と3周目で$g(0)$の値が減少した可能性が大きいのではないかという指摘がしばしば行われた（Mori *et al.*, 2002, 2003; Okamura *et al.*, 2002）。これを受けて，科学委員会はIDCR/SOWERデータに対する$g(0)$推定の必要性を認識し，南氷洋ミンククジラの個体数推定のために$g(0)=1$という仮定を持たないモデルの開発をひとつの課題としてあげた（IWC, 2002c）。

これまでに提案されたモデルには，南氷洋のミンククジラへの適用にあたって次のような問題点があった。まず，Schweder *et al.*（1997）のモデルは，最初に発見した独立観察者が，その発見したミンククジラを他の独立観察者が発見するまで，あるいは船の真横を通過するまで，観察追跡（トラッキング）しなければいけない。このような調査デザインは，南氷洋の独立観察者を伴う調査では採用されてこなかった。南氷洋の調査では，双眼鏡を用いて目視調査を行うため，観察追跡をすることは困難であるという問題点がある。さらに，浮上に関するパラメータを外部から推定してやらなければならないが，ほとんどすべてが1頭群れからなる北大西洋ミンククジラと異なり，南氷洋ミンククジラは群れを構成すること，また発見の手がかりは噴気であったり体の一部であったりなど多岐に渡るため，目視調査とは別の実験から浮上率を推定することがはるかに難しくなる。例えば，数十頭の群れの浮上時間を目による観測で計測するのはきわめて困難であるし，機器による測定は装着の困難さはもとより費用の面から考えて，現行では実現不可能である。Skaug and Schweder（1999）のモデルは，観察追跡の必要性がないという点で，南氷洋ミンククジラのデータに適用可能である。しかし，なお浮上に関する外部データが必要であるし，横距離しか用いないことにより，精度の悪化が生じていると考えられる。

Cooke and Leaper（1998）は，Schweder *et al.*（1997）に似た尤度関数に基づき，観察追跡の必要のないモデルを提案した。さらに，Cooke（2001）は同時二重発見と遅れ二重発見の区別は浮上に関するパラメータの推定を可能にする情報を持つであろうと指摘した。ただし，Cookeが提唱した一連のモデルは正確な尤度に基づかない近似モデルで（Cooke, 2001; Skaug, 2001），発見関数の中の共変量の取り扱いはかなり複雑な計算を必要とする。

また，北大西洋の調査では，独立観察者はトップバレルと呼ばれる特別に設置された観察台の上とブリッジの上（アッパーブリッジ）に配置され，記録者はブリッジにいて記録を行っていた。ブリッジの記録者は一般には，クジラを観察することなく，二重発見の判定は調査終了後，発見時間や発見位置の記録を照合して判定された。ところが，南氷洋の調査では，独立観察者はトップバレルとさらに特別に設置された独立観察者観察台（IOP）に配置され，記録者や他の観察者がアッパーブリッジに配置されていた（Fig. 8）。このデザインにより，南氷洋の調査では，アッパーブリッ

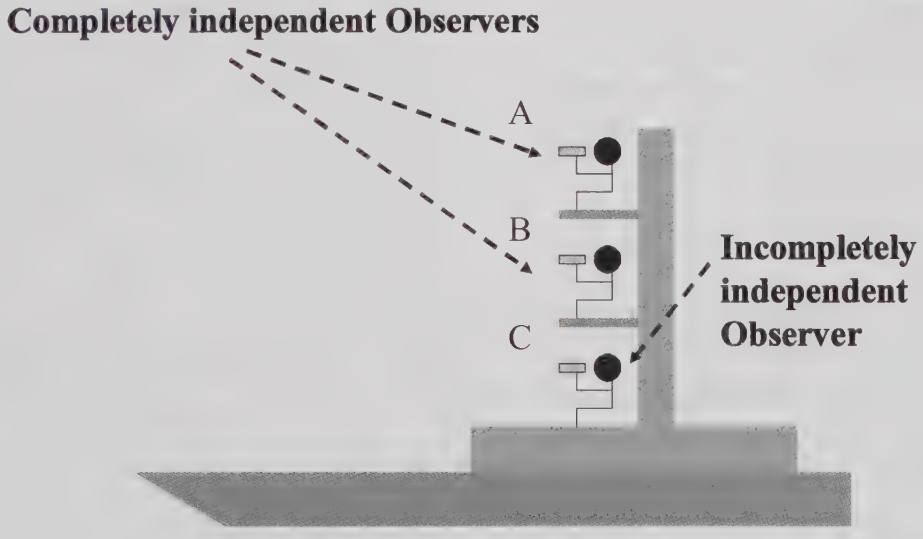


Fig. 8. The diagram of Antarctic sighting survey with independent observers.

ジにいる独立観察者でない観察者もクジラの発見に寄与することができ，二重発見の判定は調査中に洋上で行われた。また，アッパーブリッジにいる観察者の発見数もかなりの数になるので，この情報を用いないことは大きな情報の損失となる。

Okamura *et al.*（2003a）は，従来のモデルに対して，南氷洋のミンククジラ調査に適用可能なより拡張的で一般的なハザード確率モデルを提案した。このモデルは，Skaug and Schweder（1999）のモデルを基礎にして，同時二重発見と遅れ二重発見の区別が可能なように，尤度関数を拡張したものである。これにより，外部データに依存することなく，浮上に関するパラメータを推定することが可能となった。また，より柔軟性を高めるため，縦距離，横距離の両方を考慮し，さらにアッパーブリッジの観察者の発見情報も取り込めるようになっている。

さらに，Cooke（2001）同様に，目視調査でとられるデータから浮上率に関するパラメータを推定できることは，Okamura *et al.*（2003a）の非常な利点となっている。動物は，群れサイズが大きくなると発見しやすくなると考えられるので，群れサイズ別に発見関数や有効探索幅が推定できることが望ましい。2章で紹介されたような共変量モデルを利用すれば，一般化線形モデルに類似した方法で群れサイズの影響等を取り込んだ柔軟なモデルを構成することが可能となる。

Okamura *et al.*（2003a）のモデルについて詳述する。3−2−1と同様に，それまでに発見されていないクジラの浮上を発見する確率を$Q(x, y)$で表す。簡単のため，距離の測定誤差やクジラの移動は考えないことにする。$Q(x, y)$の形には，ロジスティック関数など様々な柔軟な関数形を仮定することができるが，ここではSkaug and Schweder（1999）で提案された発見関数を一部変形したものを用いることとする。観察者を区別する記号をκで表すことにすると，発見関数Qは

$$Q_\kappa(x,y)=\mu_\kappa \exp\{-(x/\sigma_\kappa)^{\gamma_1}-(y/\sigma_\kappa)^{\gamma_2}\} \qquad (3.13)$$

で表される。ここで，κは独立観察者AまたはBである。$0\le Q(x,y)\le 1$を満たすように，各パラメータに$0<\mu_\kappa\le 1$，$\sigma_\kappa>0$，$\gamma_1,\gamma_2>0$という制限をおく。このハザード確率関数から，(3.10) を用いて得られる横距離xに対する発見関数は，

$$g_\kappa(x)=1-\exp[-\lambda v^{-1}c_2^\kappa \exp\{-(x/\sigma_\kappa)^{\gamma_1}\}] \qquad (3.14)$$

となる。ここで，$c_2^\kappa=\sigma_\kappa\mu_\kappa\gamma_2^{-1}\Gamma(\gamma_2^{-1})$であり，$\Gamma$はガンマ関数

$$\Gamma(p)=\int_0^\infty x^{p-1}e^{-x}dx \qquad (3.15)$$

である。

独立観察者からの動物の最初の発見に対して，それが各独立観察者の単独発見であったのか，両方の独立観察者による二重発見であったのかの判定が可能であるとする。さらに二重発見は，両観察者によってその動物の同じ浮上が見られたか（同時二重発見），それとも，ある観察者が先に動物の浮上を発見した後，別の観察者が同じ動物の別の浮上を見たか（遅れ二重発見）で区別することが可能であるとする。このように二重発見を同時か遅れかによって区別することは，最初にSchweder *et al.*（1997）によって行われ，Cooke（2001）によってその区別が浮上に関する情報を与えることを可能にするという指摘がなされた。このとき，2人の独立観察者，あるいは2つの独立観察場所をA，Bの記号で区別すると，発見は次の5つの互いに独立な発見パターンに類別される。

1）独立観察者Aの単独発見，独立観察者Bはその動物を見落とす（$u=A$）
2）独立観察者Bの単独発見，独立観察者Aはその動物を見落とす（$u=B$）
3）独立観察者AとBの同時二重発見，同じクジラの浮上を同時に発見する（$u=A\times B$）
4）独立観察者Aの発見後，独立観察者Bが別の浮上を発見する遅れ二重発見（$u=A\rightarrow B$）
5）独立観察者Bの発見後，独立観察者Aが別の浮上を発見する遅れ二重発見（$u=B\rightarrow A$）

各発見は発見位置の記録を持つが，上の4)と5)の遅れ二重発見の場合には，時間遅れをもって同じクジラからの別の浮上が発見されるため，2つの縦距離が記録されることになる。どちらかの観察者によって最初に記録される発見の縦距離をy_1，後で発見されたものの縦距離をy_2で書くことにする。それ故，上の1)から3)で縦距離yはスカラー量，4)と5)では2次元のベクトルとなるが，下では簡単のためどちらの場合も記号yで表すことにする。上のカテゴリー分け(u)と距離の記録(x, y)に関するn個の独立な発見記録$\{(x_i, y_i, u_i), i=1, \cdots, n\}$が得られたとき，対数尤度関数は，

$$\log(L_{AB})=\sum_{i=1}^{n}\log q_{AB}(x_i,y_i,u_i) \qquad (3.16)$$

ここで，

$$q_{AB}(x,y,u)=w_{A\cup B}^{-1}\begin{cases}\frac{\lambda}{v}Q_A(x,y)\{1-Q_B(x,y)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^y Q_B(x,y')dy'\right\} & u=A\\ \frac{\lambda}{v}Q_B(x,y)\{1-Q_A(x,y)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^y Q_A(x,y')dy'\right\} & u=B\\ \frac{\lambda}{v}Q_A(x,y)Q_B(x,y)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\} & u=A\times B\\ \left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_A(x,y_1)Q_B(x,y_2)\{1-Q_B(x,y_1)\}\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\left[\int_{y_2}^\infty Q_B(x,y')dy'+\int_{y_1}^\infty Q_A(x,y')\{1-Q_B(x,y')\}dy'\right]\right) & u=A\to B\\ \left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_B(x,y_1)Q_A(x,y_2)\{1-Q_A(x,y_1)\}\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\left[\int_{y_2}^\infty Q_A(x,y')dy'+\int_{y_1}^\infty Q_B(x,y')\{1-Q_A(x,y')\}dy'\right]\right) & u=B\to A\end{cases} \tag{3.17}$$

$$Q_{A\cup B}(x,y)=Q_A(x,y)+Q_B(x,y)-Q_A(x,y)Q_B(x,y) \tag{3.18}$$

$$g_{A\cup B}(x)=1-\exp\{-(\lambda/v)\int_0^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\} \tag{3.19}$$

$$w_{A\cup B}=\int_0^\infty g_{A\cup B}(x)dx \tag{3.20}$$

となる。上の $Q_{A\cup B}$は(3.9)と同じで，独立観察者AまたはBがある特定の浮上をはじめて発見する確率であり，$g_{A\cup B}$はその発見関数，$w_{A\cup B}$は対応する有効探索幅である。発見関数（3.13）のもとでは，$g_{A\cup B}(x)$は，

$$g_{A\cup B}(x)=1-\exp(-\lambda v^{-1}[c_2^A\exp\{-(x/\sigma_A)^{\gamma_1}\}+c_2^B\exp\{-(x/\sigma_B)^{\gamma_1}\}-c_2^{A,B}\exp\{-(x/\sigma_A)^{\gamma_1}-(x/\sigma_B)^{\gamma_1}\}]) \tag{3.21}$$

となる。ここで，

$$c_2^A=\sigma_A\mu_A\gamma_2^{-1}\Gamma(\gamma_2^{-1}) \tag{3.22}$$

$$c_2^B=\sigma_B\mu_B\gamma_2^{-1}\Gamma(\gamma_2^{-1}) \tag{3.23}$$

$$c_2^{A,B}=\{(1/\sigma_A)^{\gamma_2}+(1/\sigma_B)^{\gamma_2}\}^{-1/\gamma_2}\mu_A\mu_B\gamma_2^{-1}\Gamma(\gamma_2^{-1}) \tag{3.24}$$

である。

たとえば，(3.17）の4行目の式は，

$$\begin{aligned}&q_{AB}(x,y_1,y_2,A\to B)\\&=w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_A(x,y_1)\{1-Q_B(x,y_1)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\\&\quad\times\frac{\lambda}{v}Q_B(x,y_2)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_2}^{y_1}Q_B(x,y')dy'\right\}\end{aligned} \tag{3.25}$$

を整理することによって得られたものである。最初の項は基準化のための係数$w_{A\cup B}^{-1}$と位置$(x,\ y_1)$での浮上が最初の発見となり，それを独立観察者Aは発見したが，Bは見落としたということを意味する確率を掛けたものである。第2の項はy_1からy_2までの間の浮上は観察者Bによって見られなかったが，$(x,\ y_2)$ではじめて観察者Bによっても発見がなされるという確率である。他の項も同様に導出される。(3.17）の各項を距離x，yで積分して足し合わせれば1となることが確かめられる（Appendix 1）。

飛行機調査などでしばしば見られるように，もし横距離xの記録だけが行われ，縦距離yの記録をしなかった場合には，n個の独立な発見$\{(x_i,\ u_i),\ i=1,\ \cdots,\ n\}$の対数尤度関数は，

$$\log(L_{AB})=\sum_{i=1}^n\log q_{AB}(x_i,u_i) \tag{3.26}$$

となる。ここで，$q_{AB}(x,\ u)$は，

$$q_{AB}(x,u)=w_{A\cup B}^{-1}\begin{cases}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_B(x,y)dy\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\right\} & u=A\\ \exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_A(x,y)dy\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\right\} & u=B\\ \int_0^\infty\frac{\lambda}{v}Q_A(x,y)Q_B(x,y)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}dy & u=A\times B\\ \int_0^\infty\frac{\lambda}{v}Q_B(x,y)\left[\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_B(x,y')dy'\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\right]dy & u=A\to B\\ \int_0^\infty\frac{\lambda}{v}Q_A(x,y)\left[\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_A(x,y')dy'\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\right]dy & u=B\to A\end{cases} \tag{3.27}$$

である。この式は，Appendix 1で与えられている公式1

$$\int_0^\infty [f(x)\exp\{-\int_x^\infty f(z)dz\}]dx = 1-\exp\{-\int_0^\infty f(x)dx\} \quad (3.28)$$

を用いて，導出することができる（詳細はAppendix 1)。

本稿では簡単のため，(3.16)，(3.17）に基づく横距離と縦距離を用いたモデルをPFDM（Perpendicular and Forward Distance based Model)，(3.26)，(3.27）に基づく横距離だけを用いたモデルをPDM（Perpendicular Distance based Model）と呼ぶことにする。パラメータを推定するため，最尤法の原理に従って対数尤度関数Tog(L_{AB})を最大化する（平松，1992; Pawitan, 2001)。

次に，アッパーブリッジの観察者の発見を含む場合を考える。北大西洋の場合，記録員はブリッジにいるが，南氷洋の調査では記録員はアッパーブリッジにおり，目視探索にも積極的に従事している。また，アッパーブリッジには，船長や他の観察員もおり，発見活動にかなりの努力量をそそいでいる。現行の$g(0)=1$を仮定した南氷洋でのミンククジラ個体数推定では，独立観察者による発見とともに，アッパーブリッジ等での発見記録も用いられており，それらのサンプル数は全体の相当な割合を占めている。アッパーブリッジの発見も解析に取り込むことは大きなメリットとなるであろう。しかし，アッパーブリッジにいる記録員を観察台IOPにいる観察者をA，Bの記号で区別し，完全独立観察者と呼び，アッパーブリッジ等にいる観察者をCの記号で表し，不完全独立観察者と呼ぶことにする(Fig. 8)。Cの発見は，A，Bには伝達されないので，その部分は独立であるが，A，Bの発見はCに即座に伝達されるので独立性は崩れてしまう。この意味で，ここでは“不完全”という用語を用いた。

完全独立観察者Aと不完全独立観察者Cの場合，完全独立観察者が発見を行った後の不完全独立観察者による遅れ二重発見は起こりえないことを考慮して，対数尤度関数は，

$$\log(L_{AC}) = \sum_{i=1}^{n} \log q_{AC}(x_i, y_i, u_i) \quad (3.29)$$

となり，ここで，

$$q_{AC}(x,y,u) = w_{A\cup C}^{-1}\begin{cases} \frac{\lambda}{v}\{Q_A(x,y)-Q_A(x,y)Q_C(x,y)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup C}(x,y')dy'\right\} & u=A \\ \frac{\lambda}{v}\{Q_C(x,y)-Q_A(x,y)Q_C(x,y)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup C}(x,y')dy'\right\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^y Q_A(x,y')dy'\right\} & u=C \\ \frac{\lambda}{v}Q_A(x,y)Q_C(x,y)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup C}(x,y')dy'\right\} & u=A\times C \\ \left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_C(x,y_1)Q_A(x,y_2)\{1-Q_A(x,y_1)\}\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\left[\int_{y_2}^\infty Q_A(x,y')dy'+\int_{y_1}^\infty Q_C(x,y')\{1-Q_A(x,y')\}dy'\right]\right) & u=C\to A \end{cases} \quad (3.30)$$

である。今，記号は上で述べられたものと同じ意味を持つ。

次に，南氷洋で行われているような調査デザインを想定して，2人の完全独立観察者A，Bと1人の不完全独立観察者Cがいる場合を考える。この場合，発見のタイプは16のパターンに分類される。例えば，3人の観察者が時間遅れをもって，あるひとつのクジラを発見したとする。最初に，Cが発見して，次にA，最後にBが発見したとすると，縦距離の記録は y_1, y_2, y_3 ($y_1>y_2>y_3$)の3つがあることになる。このとき，この発見タイプが得られる確率は，

$$\begin{aligned} &q_{ABC}(x,y_1,y_2,y_3,C\to A\to B) \\ &= w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^3 Q_B(x,y_3)\{Q_A(x,y_2)-Q_{AB}(x,y_2)\}\{Q_C(x,y_1)-Q_{CA}(x,y_1)-Q_{CB}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\} \\ &\times\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\left[\int_{y_3}^\infty Q_B(x,y')dy'+\int_y^\infty\{Q_{A\cup B}(x,y')-Q_B(x,y')\}dy'+\int_{y_1}^\infty\{Q_{A\cup B\cup C}(x,y')-Q_{A\cup B}(x,y')\}dy'\right]\right) \end{aligned} \quad (3.31)$$

はじめとする観察者は，独立観察者からの発見の情報を得るので，独立観察者とはならず，上で導出された方法をそのまま用いることはできない。このことを考慮するため，上と同様にトップバレルと独立観察者観

となる。ここで，$Q_{AB}=Q_AQ_B$，$Q_{ABC}=Q_AQ_BQ_C$ などの記号を用いて，

$$Q_{A\cup B\cup C}=Q_A+Q_B+Q_C-Q_{AB}-Q_{BC}-Q_{CA}+Q_{ABC}, \quad (3.32)$$

$$g_{A\cup B\cup C}(x)=1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_{A\cup B\cup C}(x,y)dy\right\}, \quad (3.33)$$

$$w_{A\cup B\cup C}=\int_0^\infty g_{A\cup B\cup C}(x)dx \quad (3.34)$$

などである。3人の観察者による発見関数の完全な詳細については，Appendix 2に記載した。

以上で，発見関数推定に必要な尤度関数の形はすべて特定化された。発見関数は群れの大きさや天候条件などで変わると考えるのは自然なので，共変量として様々な効果をモデルの中に取り込めることが望ましい。共変量の効果は，次のようにしてモデルの中に取り込まれる。まず，(3.13) の発見関数の中には，μとσを通して，共変量の効果が取り込まれる。$\sigma>0$，$0<\mu<1$を考慮して，リンク関数はそれぞれlogとlogitを使うことにする。それ故，共変量(z)を考慮したモデルでは，

$$\log(\sigma)=a_0+\sum a_j z_{ji} \quad (3.35)$$

$$\mathrm{logit}(\mu)=\log\{\mu/(1-\mu)\}=b_0+\sum b_j z_{ji} \quad (3.36)$$

となる。ここで，a，bは推定すべきパラメータを表す。同様に，浮上に関するパラメータλにも共変量効果を取り込むことが可能である。$\lambda>0$なので，logリンク関数を用いて，

$$\log\lambda=c_0+\sum c_j z_{ji} \quad (3.37)$$

とすることにより，共変量の効果をあわせることができる。この場合，cが推定すべきパラメータである。このとき，赤池の情報量規準AICなどを用いて，モデル選択を行うことが可能である。

個体数の推定は，次のようにして行われる。まず，上の発見関数モデルに対して，最尤法により推定されるパラメータのベクトルをひとまとめにして，$\underline{\theta}$で表す。このとき，発見関数$g(x)$は改めて，

$$g(x\mid\underline{\theta}_{ij})=1-\exp\left[-\{\lambda(\underline{\theta}_{ij})/v\}\int_0^\infty Q(x,y\mid\underline{\theta}_{ij})dy\right] \quad (3.38)$$

と書くことができる。ここで，$\underline{\theta}_{ij}$は部分トランセクトjでi番目に発見されたクジラに関するパラメータのベクトルである（$i=1,\cdots,n_j$；$j=1,\cdots,J$)。推定すべきパラメータを明示した有効探索幅は，

$$w(\underline{\theta}_{ij})=\int_0^\infty g(x\mid\underline{\theta}_{ij})dx \quad (3.39)$$

となり，この記号を用いて，部分トランセクト上及び全トランセクトにわたっての密度推定量

$$\hat{D}_j=\frac{1}{2l_j}\sum_{i=1}^{n_j}\frac{1}{\hat{w}(\hat{\underline{\theta}}_{ij})} \quad (3.40)$$

$$\hat{D}=\sum_{j=1}^{J}\frac{l_j}{L}\hat{D}_j \quad (3.41)$$

が得られる（Cooke, 1987; Hiby and Hammond, 1989; Borchers *et al.*, 1998b)。これはホルビッツ・トンプソン型の推定量である（Horvitz and Thompson, 1952; 岸野，1999)。

調査面積をaで表すと，トランセクト周辺の密度と調査域全体での密度が等しいと仮定して，個体数推定値は

$$\hat{P}=a\cdot\hat{D} \quad (3.42)$$

から計算することができる。この個体数推定値の漸近分散は，

$$\hat{\mathrm{var}}(\hat{P})=\left[\left\{\frac{dP(\underline{\theta})}{d\underline{\theta}}\right\}^T I(\underline{\theta})^{-1}\frac{dP(\underline{\theta})}{d\underline{\theta}}\right]_{\underline{\theta}=\hat{\underline{\theta}}}+\frac{a^2}{J-1}\sum_{j=1}^{J}\frac{l_j}{L}(\hat{D}_j-\hat{D})^2 \quad (3.43)$$

となる。ここで，$I(\underline{\theta})$はフィッシャー情報量（Pawitan, 2001）で，ヘッシアン行列などで代用される（丹後，2000)。部分トランセクト上の発見が0であったときは，(3.43) で$\hat{D}_j=0$と仮定することにする。(3.43) の導出は，Appendix 3に与えられる。(3.43) は個体群が同質なものであるという条件を課せば，古典的な分散推定量 (2.12) に一致することがわかる。信頼区間はBuckland *et al.* (1993) と同様に，密度が正規分布あるいは対数正規分布に従うことを仮定して構成することができる。通常，密度は正の値を取ることや当てはまりの良さのため，対数正規分布を仮定することが多い。

動物が群れを構成するものであるときは，密度推定量は，

$$\hat{D}=\frac{1}{2L}\sum_{j=1}^{J}\sum_{i=1}^{n_j}\frac{s_{ij}}{\hat{w}(\hat{\underline{\theta}}_{ij})} \quad (3.44)$$

によって与えられる。ここで，s_{ij}は各発見の群れサイズである。分散推定量は (3.43) と同様に導かれる。

調査領域が層化されている場合，層ごとに個体数推定値を計算する必要があるが，二重発見の標本数は一般に小さいため，発見関数の推定も層ごとに行うと大きな偏りが生じる可能性がある。それ故に，発見関数の推定を層ごとのデータをプールして推定する必要がある場合がある。このとき，有効探索幅は層間で共通

のものであることを考慮して，全体の個体数推定量とその分散は，

$$\hat{P}_{all} = \sum_h a_h \hat{D}_h \tag{3.45}$$

$$\hat{\mathrm{var}}(\hat{P}_{all}) = \left[\left\{ \frac{dP_{all}(\underline{\theta})}{d\underline{\theta}} \right\}^T I(\underline{\theta})^{-1} \frac{dP_{all}(\underline{\theta})}{d\underline{\theta}} \right]_{\underline{\theta}=\underline{\hat{\theta}}} + \sum_h \frac{a_h^2}{J_h - 1} \sum_{j=1}^{J_h} \frac{l_{j,h}}{L_h} (\hat{D}_{j,h} - \hat{D}_h)^2 \tag{3.46}$$

によって与えられる。ここで，添字 h は各層をあらわす。

3−2−3 シミュレーションテスト

3−2−2 で開発した新しいハザード確率モデルの性能を調べるため，複数の観察者をもつライントランセクトデータをシミュレーションにより生成した。シミュレーションデータは次の方法で作られた。調査船上に3人の観察者を配置し，A，Bを完全独立観察者，Cを不完全独立観察者とする。調査海域として，大きさ $R=L\times 2W$ の長方形の領域を考える。領域を d 個の等しい面積を持つ部分領域 $R_s=(L/d)\times 2W$に分割して，各部分領域内にクジラを想定してP/d点をばらまく。全領域の P 個の点はそれぞれ浮上率 λ のポアソン過程に従って，潜水・浮上を繰り返すとする。各観察者は各点が船の前方にいて浮上しているときだけ，(3.13) の発見確率で点を発見することができるとする。船は調査開始点(0, W)から終了点(L, W)までを速度vで進み，全領域の調査には d 日間を要するとする。

不完全独立観察者をデータ解析に含むことが真に効果的かどうかを調べるため，不完全独立観察者の発見能力は完全独立観察者より劣るようにパラメータの調整を行った。しかし，単純さのため完全独立観察者の発見能力は等しいとした。また，ここでは群れの効果は考えず，すべて1頭群れであるとした。以上のことを踏まえて，実際にシミュレーションデータ発生の際には，L=1,000, W=4, P=1,000, d=10, v=10, λ=5, $\mu_A=\mu_B$=0.7, μ_C=0.6, $\sigma_A=\sigma_B$=1.5, σ_C=1.2, $\gamma_1=\gamma_2$=2 を選択した。観察者A，B，Cすべてに対して，発見した時間，発見物までの横距離，縦距離，調査日，発見された点の識別数字が記録された（すなわち，洋上で正確に二重発見を判定できることを意味する)。シミュレーションデータは点の位置をランダムに変えることにより繰り返され，100個のデータセットが作られた。

密度推定においても，同じく (3.13) の発見関数が仮定された。すなわち，正しい発見関数の形状を知っていたことになる。単純さのため，パラメータ推定の際，あらかじめ (3.13) の中で$\mu_A=\mu_B$，$\sigma_A=\sigma_B$，$\gamma_1=\gamma_2$という制約をおいた。さらに，不完全独立観察者を含む場合は，PFDMだけを扱った。密度推定量と分散は，(3.41)，(3.43) を用いて計算した。

100個のシミュレーションデータに開発したモデルを適用した。発見されたクジラの数と期待値との差は5%以下であった。このことよりデータ生成がうまくいっていたことが示唆される。Table 2 からTable 4 に，推定されたパラメータと$g(0)$，有効探索幅，密度を100個のデータに対して平均した値を示す。Table 2 は，2人の完全独立観察者の発見データだけを用いた場合の結果を与える。ここで，浮上率に関するパラメータ λ は5（シミュレーションデータ生成の際の真の値）であるということは既知であるとしてあらかじめ与えられ，推定しなかったので，最尤法によってγ，μ，σだけが推定された。PDM，PFDM両方のモデルのもとで推定されたパラメータや密度は，不偏で良い精度を持ち，全体的に満足いく結果を示した。

Table 3 は浮上率 λ に関するパラメータを外から与えず，最尤推定のプロセスの中で推定した結果である。PDM，PFDMともに個体数推定値に10%程度の正の偏りが見られ，精度も λ を外から与えた場合に比して低下した。しかし，極端な低下は見られず，なお満足のいく結果であるように思われる。密度推定値の精度の低下は，推定された λ/vの大きな変動係数から来ていると考えられる。これは，λ/vの推定のためには遅れ二重発見の情報が重要になるが，この場合のシミュレーションの設定では遅れ二重発見のサンプル数は小さかったため生じたことであると推察される。PFDMは，小さな差ではあるが，精度の立場からみてPDMよりもすぐれている。このことはまた，条件付確率とフィッシャー情報量の関係から，

$$-E\left[\frac{d^2\log\{f_\theta(x,y)\}}{d\theta^2}\right] = -E\left[\frac{d^2\log\{f_\theta(x)\}}{d\theta^2}\right] - E\left[\frac{d^2\log\{f_\theta(y\mid x)\}}{d\theta^2}\right] \tag{3.47}$$

が成り立つので，最尤推定量の一致性から，大標本のときPDMの方が悪い精度となることが理論的に推察される。

Table 4 は，不完全独立観察者を含んだ結果である。ここでは，(3.29) の1人の完全独立観察者(A)と1人の不完全独立観察者(C)を持つモデルと付録2にある2人の完全独立観察者(A，B)と1人の不完全独立観察者(C)を持つモデルを完全独立観察者の場合に用いたも

Table 2. Results that applied the proposed models to the simulated completely independent observer data, given $\lambda/v=0.5$. All the models have the same form of detection function. The values show the averaged values over 100 estimates for 100 simulation data sets and "CV in the simulation" means the coefficient of variation for 100 estimates. $n_{A\cup B}$ is the average of the total number of animals that the combined observer detected. is the detection probability on the trackline of $A\cup B$. $w_{A\cup B}$ is the effective strip half-width of $A\cup B$. $D_{A\cup B}$ is the average of the density estimates based on the sighting information of $A\cup B$. %bias$=100(D_{A\cup B}-0.125)/0.125$. CV($D_{A\cup B}$) denotes the averaged value over CV estimates calculated from equation (3.43) for 100 simulation data sets.
RMSE$=\sqrt{\mathrm{var}(D_{A\cup B})+bias^2}$.

	$n_{A\cup B}$	$g_{A\cup B}(0)$	$w_{A\cup B}$	$D_{A\cup B}$	%bias	CV($D_{A\cup B}$)	RMSE
TRUE	200.98	0.504	0.804	0.125		-	
Model (3.16)	196.69	0.499	0.787	0.125	0.307	0.089	0.011
CV in the simulation	0.066	0.043	0.059	0.086	-	0.118	-
Model (3.26)	196.69	0.496	0.779	0.127	1.689	0.105	0.014
CV in the simulation	0.066	0.048	0.089	0.104	-	0.102	-

Table 3. Results that applied the proposed models to the simulated completely independent observer data, with λ/v estimated in the model. Details as for Table 2.

	λ/v	$n_{A\cup B}$	$g_{A\cup B}(0)$	$w_{A\cup B}$	$D_{A\cup B}$	%bias	CV($D_{A\cup B}$)	RMSE
TRUE	0.500	200.98	0.504	0.804	0.125		-	
Model (3.16)	0.456	196.69	0.467	0.735	0.137	9.595	0.169	0.026
CV in the simulation	0.234	0.066	0.148	0.147	0.177	-	0.151	-
Model (3.26)	0.463	196.69	0.466	0.734	0.138	10.017	0.171	0.027
CV in the simulation	0.270	0.066	0.155	0.155	0.183	-	0.160	-

Table 4. Results that applied the proposed models to the simulated completely independent observers and incompletely independent observer data. Details as for Table 2 except the combination of observers.

Model (3.29)	λ/v	$n_{A\cup C}$	$g_{A\cup C}(0)$	$w_{A\cup C}$	$D_{A\cup C}$	%bias	CV($D_{A\cup C}$)	RMSE
TRUE	0.500	165.18	0.457	0.661	0.125		-	
$\lambda/v=0.5$ given	-	158.08	0.441	0.632	0.126	1.017	0.117	0.015
CV in the simulation	-	0.069	0.072	0.095	0.123	-	0.128	-
λ/v estimated	0.476	158.08	0.411	0.587	0.151	20.402	0.362	0.060
CV in the simulation	0.410	0.069	0.293	0.291	0.426	-	0.365	-

Model(3.31), Appendix 2	λ/v	$n_{A\cup B\cup C}$	$g_{A\cup B\cup C}(0)$	$w_{A\cup B\cup C}$	$D_{A\cup B\cup C}$	%bias	CV($D_{A\cup B\cup C}$)	RMSE
TRUE	0.500	219.11	0.539	0.876	0.125		-	
$\lambda/v=0.5$ given	-	214.95	0.535	0.861	0.125	0.054	0.077	0.010
CV in the simulation	-	0.061	0.031	0.052	0.078	-	0.130	-
$\lambda/v=0.5$ given	0.459	214.95	0.504	0.809	0.135	7.964	0.149	0.022
CV in the simulation	0.187	0.061	0.116	0.121	0.146	-	0.125	-

のと同じシミュレーションデータに対してフィットし，性能の調査を行った。特に，λ/vが与えられたとき，精度・不偏性の立場から見て非常に満足いく結果が得られた。λ/vがモデルの中で推定されたとき，1人の完全独立観察者(A)と1人の不完全独立観察者(C)を持つモデルの場合には，精度の激しい低下が見られた。一方で，2人の完全独立観察者(A, B)と1人の不完全独立観察者(C)を持つモデルは，偏り，精度ともに2人の完全独立観察者(A, B)の場合よりも改善が見られた。

全体として，(3.41)，(3.43) に基づく密度推定値，漸近分散は，真の値によく一致し，満足いく結果を示した。

3−2−4 適用例：南氷洋ミンククジラの個体数推定

南極海でのミンククジラの個体数はこれまで$g(0)=1$を仮定して推定された（Branch and Butterworth, 2001)。IDCR/SOWERではトップバレル，独立観察者観察場所（通過方式の場合のみ)，アッパーブリッジに多くの観察者を有するので，$g(0)=1$に近い値であるだろうと考えられてきたためである。しかし，先に述べたようにIDCR/SOWER調査の3周目の個体数は2周目の個体数よりかなり減少しているという結果が得られる可能性がでてきたことがあり，その原因追求の過程で$g(0)$がどのように変化してきたかを調べる必要性が指摘された（IWC, 2002c)。ここでは，上で提示した方法がIDCR/SOWERのデータに適用可能かどうかを見ることを主目的として，実際のデータへのモデルのあてはめを試みる。ここで用いたデータは，1989/90年，1993/94年にIDCR/SOWER調査で得られたArea Iと呼ばれる海域の目視データである。本稿では$g(0)$の推定を主目的とするため，通過方式による独立観察者目視データだけを用い，接近方式におけるデータを使用しなかった。用いたモデルは，2人の完全独立観察者と1人の不完全独立観察者の場合のモデルで，トップバレルと独立観察者観察台以外の場所で行われたすべての発見を不完全独立観察者によるものとした（ほとんどは，アッパーブリッジにおける発見であるが，なかにはブリッジなどでの発見も含まれる)。この応用では群れサイズだけを共変量として考えた。IDCR/SOWERの通過方式の群れサイズは過小推定されている傾向があることが知られている（Branch and Butterworth, 2001)。しかし，ここではその影響は無視して解析を行った。また，上で提案した方法は，二重発見が同時であるか遅れであるかの区別を必要とする。しかし，IDCR/SOWERデータはそのような区別をした記録は持たず，二重発見かどうかが分かるだけである。それ故，暫定的に15秒以下の間隔で記録された二重発見を同時二重発見とみなし，それ以上の時間差の二重発見データは遅れ二重発見とした。ただし，発見距離，角度の情報をもとに一部の修正は行ったので，厳密に時間の情報だけで判別を行ったわけではない。測定された距離や角度は実際には測定誤差やまるめの影響をこうむる。これは，たとえば，遅れ二重発見で遅れて観察された縦距離が先の発見より遠い位置にあるという矛盾したデータを生じるなどの問題を生む。このことを避けるため，ここではある縦距離だけを残して，他の縦距離については積分することとした。このとき，たとえばA→Bの遅れ二重発見の確率は，

$$q(x,y,A\to B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}(Q_A-Q_{AB})\left\{1-\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^y Q_B dy'\right)\right\}\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B\cup C}dy'\right) \tag{3.48}$$

となる。

調査海域は4つの層にわけられていたが，発見関数の適用は層をプールしたデータに対して行った。これは，サンプル数が小さいとき，二重発見数も非常に小さくなり，層別に$g(0)$を含んだ推定を行うことを困難にあるいは信用できないものにすることを避けるためである。この例において，推定すべきパラメータはγ_1, γ_2, σ, μ, λである（ここでは，観察者による差はないとしている)。群れサイズの影響を考慮するため，σ, μ, λには上で紹介した方法を用いて群れサイズの自然対数をとったものをリンクした。各パラメータから群れサイズの効果を順に取り除いて，AICを比較した結果，1989/90のデータに対しては，σ, μは群れサイズの効果を持ち，λは群れサイズの影響を受けていないというモデルが選ばれ，1993/94のデータに対しては，σ, λが群れサイズの効果を持ち，μは群れサイズの影響はないというモデルが選ばれた。

群れサイズ1，2，3に対して観察された横距離のヒストグラムをFig. 9に示す。Fig. 9には，モデルから予測された各横距離区間幅の期待観測数と，比較のため，群れサイズの自然対数の共変量を持つ$g(0)=1$を仮定したモデルから予測される期待観測数が挿入されている。$g(0)=1$を仮定したモデルでは，いずれかの観察者によるクジラの最初の発見データだけが用いられ，二重発見の情報は用いられなかった。発見関数には（2.20）の連続ハザードレイト関数を用い，共変量（群れサイズの対数）はThomas *et al.*（2001）にしたがってスケールパラメータσにリンクされた。横距離が0のところで予測された値はあまりうまく適合せず，$g(0)$の値はそれほど信頼性が高いようには思われない。しかし，ホルビッツ・トンプソン推定量（3.44）に基

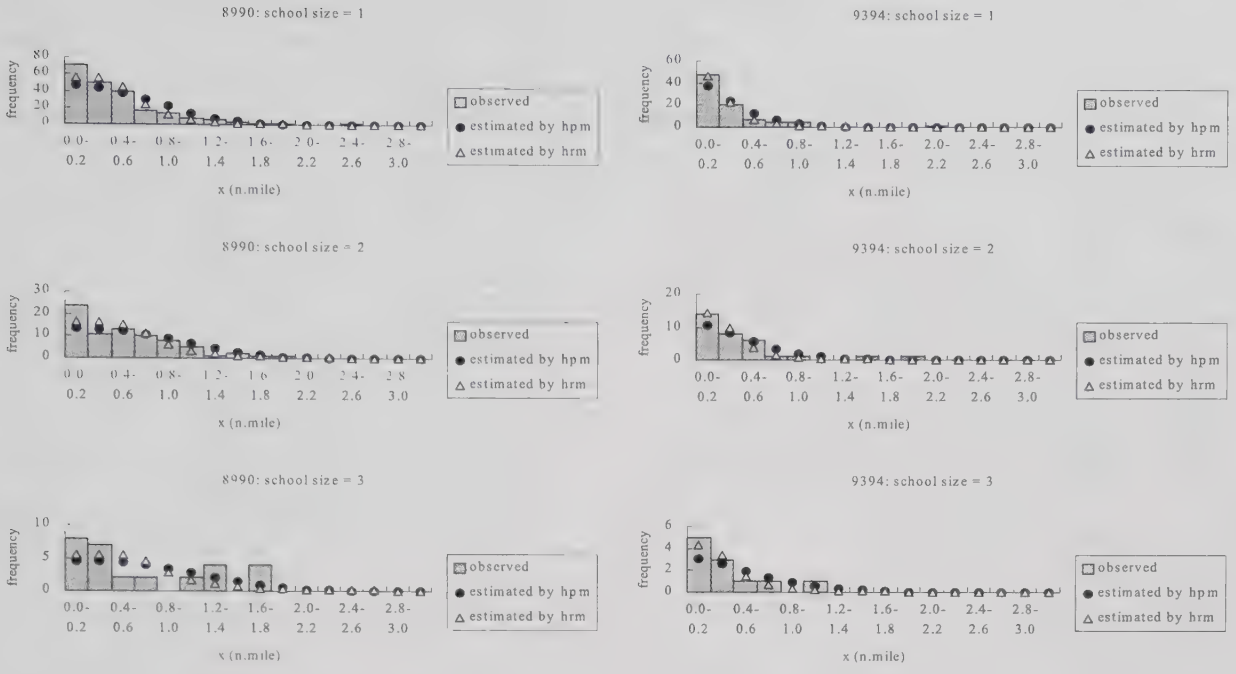


Fig. 9. The observed perpendicular distance frequency distribution along with the values estimated by the proposed hazard probability model (hpm, ●) and continuous hazard rate model (hrm, △) at a school size =1, 2, and 3.

づいて個体数推定を行うとき有効探索幅の推定値が直接に用いられるので，推定された個体数結果は$g(0)$に対してある程度頑健であると考えられる。Table 5に，領域全体と各層ごとに，提案したモデルと$g(0)=1$を仮定したモデルによる個体数推定値を示す。1989/90年から1993/94年のトレンドの推定値は提案したハザード確率モデルに対しては1.40，$g(0)=1$を仮定したモデルに対しては1.26となった。$g(0)=1$を仮定した個体数推定値は$g(0)$を推定したモデルに対して，1989/90年には15%，1993/94年には23%低かった（Table 5）。

3−3 まとめ

3−2−2で開発した方法は，Skaug and Schweder (1999) が開発したモデルを基本に，Schweder *et al.* (1997) やCooke (2001) の利点を取り込んだより拡張的で一般的なモデルとなっている。シミュレーションテストや実際のデータへの適用はこの方法の有効性を示した。本方法は，北大西洋の方法とは異なって発見したクジラを特に追跡する必要性がなく，独立観察者を取り入れた上で通常の目視調査のやり方にのっとった調査を行えば良いので，大きな混乱を招くことなく日本近海の目視調査にも適用可能である。実際，Miyashita *et al.* (2002)では，オホーツク海での独立観察者実験を提案しており，Okamura *et al.* (2003a) のモデルを1つの候補モデルとしてあげている。

生態系モデルへの入力データとして，特にトップダウン型の生態系を考えるとき，高次捕食者の個体数を正確に知ることは重要である。ここで紹介された方法は，従来の海産哺乳類の目視調査による個体数推定法を基礎にして，調査・解析に若干の変更を加えることによって偏りを取り除いたより正確な個体数推定値を得ることを可能にした。モデルの柔軟性を向上させるため，第2章の共変量モデルは，ここでも有効に活用される。ここでは，使用しなかったが一般化加法モデル（GAM; Hastie and Tibshirani, 1990）や一般化線形混合モデル（GLMM; Pawitan, 2001）に従うようなモデルを前章同様に活用して，時空間構造をより適切に扱うことができる（Bravington, 2002; Cooke, 2002; Okamura *et al.*, 2003b; Skaug *et al.*, 2002）。

一方，実際のIDCR/SOWERデータでは，完全独立観察者と不完全独立観察者の同時二重発見と完全独立観察者の単独発見を区別することは難しい。また，通過方式のもとで観察された群れサイズは過小推定となっている傾向があるので，これをそのまま用いることには問題がある。さらに，距離の測定誤差の影響，二重

Table 5. Horvitz-Thompson estimates of minke whale density and population size in IDCR/SOWER 1989/90 and 1993/94 surveys, along with estimated coefficients of variation (CV), where A is area size (n.miles^2), L is survey distance (n.miles), n_s is number of schools sighted, E(s) is estimated mean school size, D_s is density of schools, D_w is density of whales, and P is estimated population size.

Hazard probability model (3.44) based on perpendicular and forward distance including school size as a covariate without the assumption of g(0)=1.

	Stratum	A	L	n_s	n_s/L	E(s)	D_s	D_w	P	CV	Total	CV
1989/90	EN	153,029	750.2	45	0.060	1.326	0.048	0.063	9,700	0.293		
	ESB	62,594	793.1	66	0.083	1.637	0.061	0.099	6,206	0.613		
	WN	168,761	606.7	32	0.053	1.495	0.041	0.061	10,374	0.269		
	WS	45,128	830.9	200	0.241	1.406	0.189	0.266	12,017	0.233	38,297	0.173
1993/94	EN	293,196	762.5	11	0.014	1.136	0.031	0.036	10,474	0.663		
	ES	72,249	598.1	74	0.124	1.479	0.212	0.314	22,703	0.400		
	WN	251,735	550.2	8	0.015	1.000	0.036	0.036	8,974	0.333		
	WS	50,596	566.7	51	0.090	1.347	0.167	0.225	11,387	0.257	53,538	0.262

Hazard rate model including school size as a covariate through the scale parameter with the assumption of g(0)=1.

	Stratum	E(s)	D_s	D_w	P	CV	Total	CV
1989/90	EN	1.411	0.037	0.052	7,927	0.289		
	ESB	1.846	0.048	0.089	5,556	0.666		
	WN	1.679	0.032	0.053	8,967	0.259		
	WS	1.545	0.145	0.225	10,141	0.228	32,590	0.176
1993/94	EN	1.261	0.019	0.024	7,087	0.635		
	ES	1.852	0.149	0.276	19,928	0.440		
	WN	1.000	0.020	0.020	5,123	0.291		
	WS	1.588	0.112	0.178	9,019	0.245	41,156	0.261

発見判定の誤り，浮上がポアソン過程に従っているという仮定，クジラが船に反応して動いた場合の個体数推定に対する影響の大きさの推定など，将来解決されるべき問題は多い。しかし，本稿で開発されたモデルは，そうした多くの要因を取り込んだモデルの基礎をなすものと考えられる。Okamura *et al.* (2003b) は，通過方式のもとで観察された群れサイズの過小推定の問題を解決する方法を提案している。

南氷洋のミンククジラのデータへの適用により，本方法が実際のデータにも適用可能であることが示されたが，より正確な推定値を得るためにはさらに多くのことを考慮に入れる必要がある。本稿では，測定された距離や角度の測定誤差を無視して解析を行ったが，実際にはこの誤差は無視できないほど大きいものであり得る。スメアリング (Buckalnd and Anganuzzi, 1988) のような方法を用いるとともに，測定誤差が大きいと考えられる遠方の距離で記録されたデータを使用しないことも必要になるであろう。また，調査船に極端に近い場所での発見は，クジラが船に対する影響を受けている可能性が高いので，これらのデータも削除する必要があるかもしれない。標準的なラインセクト法においては，大雑把な方法として，データの5%あるいは $\hat{g}(x)=0.15$ となる x の値で距離データを削除することが薦められている (Buckland *et al.*, 1993)。独立観察者を伴う本稿のような方法の場合にも，シミュレーションなどを通して，適当なデータ削除のルールを調べることは有用であろう。

第4章 海産哺乳類の餌嗜好性分析

4−1 食性研究の必要性

これまで，系群構造の正確な把握のため個体群の生息域の境界を決めること（第2章）や，そこに生息する個体群の正確な数を知ること（第3章）に関して述べてきた。これらはもちろん生態系モデルに必要なデー

タであり，その正確な把握は単一種のみを評価する場合よりもさらに重要であるが，基本的には従来の単一種評価・管理の延長線上での研究が可能である。単一種モデルを越えて生態系モデルに至るとき最も特徴的な要因のひとつは，“食う食われる”の関係であり，それをモデル化するためには食性の研究が極めて重要なものとなる。近年になって生態系研究の重要性が増すとともに，海産哺乳類等の食性について多くの情報が収集されてきている（Pauly *et al.*, 1998; Trites *et al.*, 1997; Hunt *et al.*, 2000)。しかし，野外の研究では十分なサンプルを集めるのが難しく，行動の多様性や消化により，真の食性について明確な答えを獲得するのは困難きわまりない。

本稿では，実験室データに基づく食性の研究に焦点を当てることとする。動物が餌を食べるのは2つの要因によって決定される。ひとつは，餌の有効性であり，もうひとつは動物の嗜好性である。有効性は，その餌がどこにどのように分布しているのか，どれだけいるのか，といったことから決まり，第2章で紹介したようなCPUEの分析法が情報を与えてくれる。また，VPA（Virtual Population Analysis）のような方法を用いて，年齢別年別漁獲量データに基づき絶対個体数を直接推定することも可能である（平松，2001)。また，逆に食べられる餌の立場から見ても同様に，捕食者の生物量と餌の好まれる程度や食べられやすさによって，その関係が決まってくる。鯨類のような捕食者の量を決定するには第2章，第3章の目視調査に基づく個体数推定法が利用できる。

複数の餌に対する嗜好性は，等しく有効な様々なタイプの餌を同時に動物に与えることにより調べることができる。しかし，この種の実験は，餌の配置場所，餌の量，食餌時間など様々な要因によって影響され，同時に複数の餌の嗜好性を調べる実験は，そのような影響をコントロールすることが困難である（Rogers, 1990)。複数の餌の嗜好性を知るための別の方法は，順番に1対の餌を取り出し，すべての組み合わせに対して対比較実験を繰り返すことである。このとき，実験回数は増加するが，実験のデザインは単純なものとなり，実験条件を同質に保つことが容易となるという利点がある。それ故，本稿では，対比較実験による嗜好性実験データの解析に焦点を絞ることとする。

4−2 対比較実験による嗜好性推定法

4−2−1 ブラッドリー・テリーのモデルと適用上の問題点

対比較で集められたデータから，餌の好みや試合の勝ち負けを調べるためにしばしば用いられるモデルとしてブラッドリー・テリーのモデルが広く知られている（Bradley and Terry, 1952; Bradley 1953, 1954, 1955, 1976; 佐藤，1985; David, 1988; 竹内，藤野，1988)。m 種類の餌のうち2つを順に取り出して，動物がどちらを好んでより多くを食べるかを実験したとする。その結果から，各餌が好まれている程度 π_i を推定する。餌 i, j を用いた実験の回数を $n_{ij}(=n_{ji})$ とし，i が j より好まれた（多く食べられた）回数を確率変数 X_{ij} ($i\neq j$; i, $j=1,\cdots, m$) であらわす。引き分けはないと仮定して，X_{ij} が2項分布 $B(n_{ij}, p_{ij})$ に従うとする。p_{ij} は餌 i が j より多く食べられる確率である。ブラッドリー・テリーモデルにおいて i 番目の餌が j 番目の餌より好まれて多く食べられる確率は，

$$p_{ij}=\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j} \tag{4.1}$$

で与えられる。ここで，π は餌の好み（好まれ具合）を示すパラメータである。このとき，好みの大きさの推定値は，二項分布モデル

$$\Pr(X_{ij}=x_{ij};i\neq j;i,j=1,\ldots,m)=\prod_i\prod_{j>i}\left\{\frac{n_{ij}!}{x_{ij}!x_{ji}!}\times\frac{1}{(\pi_i+\pi_j)^{n_{ij}}}\right\}\prod_{i=1}^{m}\pi_i^{t_i} \tag{4.2}$$

に基づく最尤法から得られる（竹内，藤野，1988)。ここで，x_{ij} は i が j より好まれた回数の観測値，$t_i=\sum_{j\neq i}x_{ij}$ はすべての組み合わせで i 番目の餌が好まれた総回数である。

二項分布に基づくブラッドリー・テリーモデルの応用は，主にプロ野球のようなスポーツの総当たり戦の対戦結果，心理測定，官能試験，人事評価などの定性的な解析に限られてきた（Bradley, 1953; Hopkins, 1954; Davidson and Farquhar, 1976; Colgan and Smith, 1985; 佐藤，1985; David, 1988; 竹内，藤野，1988; Jin *et al.*, 1994)。これは，これまで多くの応用においては好みや強さを決めるために勝ち負けの数だけが用いられてきたためである。しかし，動物による食べ物の嗜好性実験の場合に，各実験で食べられた餌の量の情報は勝ち負けの数以上に重要である。例えば，餌 A が餌 B より0.1%だけ多く食べられたときと，餌 C が餌 B より10%多く食べられたときでは，直感的に餌 C は餌 A よりもずっと好まれていると考えることができる。しかし，定性的な勝ち負けのみの記録データでは，A も C も同じように好まれているという結論を得ることになる。それ故に，消費された餌の量の情報

を含んだ嗜好性の順序付けは，勝ち負けのみの解析よりも大きな検出力を有する可能性がある。こうした問題を克服するために，定量的なデータに基づいた解析法を開発することはきわめて重要である。

本稿では，連続変数を扱うためブラッドリー・テリーモデルで用いられた推定法に修正を加える（Okamura *et al.*, 2001b)。そのとき，二項分布に基づく最尤推定は正規分布に基づく最尤推定に置き換えられる。さらにパラメータの精度と嗜好性に関するいくつかの仮説を検定するためのシンプルな方法を提示する。方法は，水族館で飼育されていた北太平洋オットセイ（*Callorhinus ursinus*）の嗜好性を調べるために実施された対比較データに適用され，勝ち負けだけに基づく従来のブラッドリー・テリーモデルの結果と比較される。

4−2−2 定量的データに対する分析モデル

m 種類の餌があるとする。このとき，すべての餌の組み合わせに対する対比較実験1セットは $m(m\text{-}1)/2$ 回の対比較を繰り返すことにより得られる。$m(m\text{-}1)/2$ 回の実験は，さらに n 回繰り返される。

1回の対比較実験で，餌 i と餌 j が動物に同時に提示されるとして，そのとき消費されたそれぞれの餌の量は C_i, C_j であったとする。そのとき，餌 i が餌 j より好まれる程度を比 $C_i/(C_i+C_j)$ で推定すると考えるのは自然である。それゆえに，餌 i が餌 j より好まれる程度を（4.1）のブラッドリー・テリーモデルと同様に，

$$p_{ij}=\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j}\quad (i\neq j) \tag{4.3}$$

とする。ここで，すべての π_i は正で，$\sum\pi_i=1$ とする。π_i は餌 i が好まれる程度の相対的な大きさで，推定すべきパラメータである。

餌 i と j の組み合わせの対比較の k 回目の繰り返しで，消費された餌の全量に対して餌 i が消費された量の比率を確率変数と考え，観測された値を x_{ijk}（$i=1,\cdots,m\text{-}1;\ j=2,\cdots,m,\ j>i;\ k=1,\cdots,n$| ここで，$m$は餌の種類の数，$n$ は対比較実験の繰り返し数）と書く。すなわち，餌 i と j の k 回目の対比較実験での餌 i の消費量を C_i，餌 j の消費量を C_j とするとき，$x_{ijk}=C_{ik}/(C_{ik}+C_{jk})$ とする。そのとき，上の考察から，x_{ijk} の期待値は，

$$E_k(x_{ijk})=\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j} \tag{4.4}$$

となる。π_i の推定値は不一致関数

$$D=\sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(x_{ijk}-p_{ij})^2=\sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j\ i}^{m}(x_{ijk}-\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j})^2 \tag{4.5}$$

を最小化することによって得られる。ここで，$\pi_i\geqq 0$（$\forall$i）の条件を課すこととする。このとき，$\hat{p}_{ij}$ の最小二乗推定値は $\bar{x}_{ij}=(1/n)\sum_k x_{ijk}$ である。一意な解を得るために，条件 $\sum\pi_i=1$ のような基準化が必要となる。これは制約条件付きの最適化法を用いることにより実行される（大野，磯田，1993)。(4.5）の代わりに，

$$D'=n\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(\bar{x}_{ij}-\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j})^2 \tag{4.6}$$

を最小化して π_i の推定値を得ても結果は変わらない。このことは，二乗和の分解

$$\sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(x_{ijk}-\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j})^2=n\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(\bar{x}_{ij}-\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j})^2+\sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(\bar{x}_{ij}-x_{ijk})^2 \tag{4.7}$$

により確かめられる。繰り返し数が多いとき，(4.5）の代わりに（4.6）を用いることにより計算時間は飛躍的に短縮される。実験動物がどちらの餌も食べなかったため実験が成立しない場合があるとき，対比較の繰り返し数がそれぞれの対で異なる場合が考えられる。このときは，餌 i と j の対比較の数を n_{ij} として，(4.6)を

$$D'=\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}n_{ij}(\bar{x}_{ij}-\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j})^2 \tag{4.8}$$

としてやればよい。

モデルの適切さや精度を推定するためには，一般に確率分布を決める必要がある。上の非線形最小二乗推定値は，正規分布誤差のもとでの最尤推定値に等しい。ここでは，

$$x_{ijk}=p_{ij}+\varepsilon_{ijk}=\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j}+\varepsilon_{ijk} \tag{4.9}$$

として，ε_{ijk} は独立に平均0，分散 σ^2 の正規分布に従うと仮定する。x_{ijk} は比率のデータなので，正規分布誤差を仮定するのは不自然であるが，このような仮定をおいた理由は後述する。このとき，対数尤度関数は，

$$\log L=-\frac{nm(m-1)}{4}\ln(2\pi\sigma^2)-\frac{1}{2\sigma^2}\sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(x_{ijk}-\frac{\pi_i}{\pi_i+\pi_j})^2\quad(\sum\pi_i=1) \tag{4.10}$$

となり，σ^2 の最尤推定値は（4.10）を σ^2 で微分して0とおくことにより，

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{2\hat{D}}{nm(m-1)} \tag{4.11}$$

となる。ここで,

$$\hat{D} = \sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(x_{ijk} - \frac{\hat{\pi}_i}{\hat{\pi}_i + \hat{\pi}_j})^2 \tag{4.12}$$

である。$\hat{\sigma}^2$ は最尤推定量であり，不偏推定量とならない。不偏推定量は，自由度を考慮して,

$$\tilde{\sigma}^2 = \frac{2\hat{D}}{(nm-2)(m-1)} \tag{4.13}$$

によって得られる。ε_{ijk} のプロットは，正規性の仮定が適当かどうかの視覚的な診断を与える。

推定されたパラメータの分散・共分散は，フィッシャー情報量から近似的に,

$$[I(\hat{\pi}_{ij})](i,j) = E\{-\frac{\partial^2 \log(L)}{\partial\pi_i \partial\pi_j}\}\Big|_{\pi=\pi,\sigma^2=\sigma^2} \tag{4.14}$$

$$\hat{\sigma}_{ij} = Cov(\hat{\pi}_i, \hat{\pi}_j) = [I(\hat{\pi}_{ij})]^{-1}(i,j)/n \tag{4.15}$$

となる（i, $j=1, \cdots, m-1$）。ここで，$\sum \pi_i = 1$ に注意して2階微分を行えば,

$$E\{-\frac{\partial^2 \log(L)}{\partial\pi_i \partial\pi_i}\} = (\sigma^2)^{-1}\{\sum_{j\neq i}^{m-1}\frac{\pi_j^2}{(\pi_i+\pi_j)^4} + \sum_{j\neq i}^{m-1}\frac{\pi_j^2}{(\pi_j+\pi_m)^4} + \frac{1}{(\pi_i+\pi_m)^2}\} \tag{4.16}$$

$$E\{-\frac{\partial^2 \log(L)}{\partial\pi_i \partial\pi_j}\} = (\sigma^2)^{-1}\{\frac{\pi_i}{(\pi_i+\pi_m)^3} + \frac{\pi_j}{(\pi_j+\pi_m)^3} - \frac{\pi_i\pi_j}{(\pi_i+\pi_j)^4} + \sum_{l\neq i,j}^{m-1}\frac{\pi_l^2}{(\pi_l+\pi_m)^4}\} \quad (i \neq j) \tag{4.17}$$

が得られる。餌 i と j の対比較の繰り返し数が一定ではなく n_{ij} であるときは，(4.16)，(4.17)は,

$$E\{-\frac{\partial^2 \log(L)}{\partial\pi_i \partial\pi_i}\} = (\sigma^2)^{-1}\{\sum_{j\neq i}^{m-1}\frac{n_{ij}}{n}\frac{\pi_j^2}{(\pi_i+\pi_j)^4} + \sum_{j\neq i}^{m-1}\frac{n_{jm}}{n}\frac{\pi_j^2}{(\pi_j+\pi_m)^4} + \frac{n_{im}}{n}\frac{1}{(\pi_i+\pi_m)^2}\} \tag{4.18}$$

$$E\{-\frac{\partial^2 \log(L)}{\partial\pi_i \partial\pi_j}\} = (\sigma^2)^{-1}\{\frac{n_{im}}{n}\frac{\pi_i}{(\pi_i+\pi_m)^3} + \frac{n_{jm}}{n}\frac{\pi_j}{(\pi_j+\pi_m)^3} - \frac{n_{ij}}{n}\frac{\pi_i\pi_j}{(\pi_i+\pi_j)^4} + \sum_{l\neq i,j}^{m-1}\frac{n_{im}}{n}\frac{\pi_l^2}{(\pi_l+\pi_m)^4}\} \quad (i \neq j) \tag{4.19}$$

となる。 π_m に対する分散，共分散は,

$$\hat{\sigma}_{mm} = \sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j=1}^{m-1}\hat{\sigma}_{ij}, \quad \hat{\sigma}_{im} = -\sum_{j=1}^{m-1}\hat{\sigma}_{ij} \quad (i=1,\cdots, m-1) \tag{4.20}$$

で与えられる。

ここでは2つの仮説検定を考える。ひとつは，ブラッドリー・テリーモデルの適合度に関するもので，もうひとつは嗜好性に差があるかどうかの検定である。最初の検定の対立仮説は，H_1: $P_{ij} \neq \pi_i/(\pi_i+\pi_j)$ と書かれる。この対立仮説のもとでの対数尤度関数は,

$$\log L' = -\frac{nm(m-1)}{4}\ln(2\pi\sigma_1^2) - \frac{d}{2\sigma_1^2} \tag{4.21}$$

となる。ここで，$d = \sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(x_{ijk} - p_{ij})^2$ である。対立仮説のもとでの最尤推定値は,

$$\hat{p}_{ij} = \frac{1}{n}\sum_{k=1}^{n}x_{ijk}, \quad \hat{\sigma}_1^2 = \frac{2\hat{d}}{nm(m-1)} \tag{4.22}$$

であるから，それぞれの最尤推定値を（4.10），(4.22)に代入して，尤度比検定統計量

$$-2\log\lambda_1 = 2\{\log(\hat{L}') - \log(\hat{L})\} \tag{4.23}$$

を得る。繰り返し数が大きいとき，帰無仮説（ブラッドリー・テリーモデルが正しい）のもとで（4.23）は自由度 $\nu = m(m\text{-}1)/2\text{-}(m\text{-}1) = (m\text{-}1)(m\text{-}2)/2$ のカイ二乗分布に従う。この検定は，(4.7) をもとに考えれば分散分析の F 検定に対応するものとなる。

第2の検定の対立仮説は，H_2: $\pi_1 = \pi_2 = \cdots = \pi_m = 1/m$ である。この場合，対立仮説の方がパラメータ節約的で，ブラッドリー・テリーモデルの特別な場合として含まれるので，対立仮説H_2は，通常の仮説検定の枠組みでは帰無仮説となっていることに注意する必要がある。H_2 のもとでの対数尤度関数は,

$$\log L'' = -\frac{nm(m-1)}{4}\ln(2\pi\sigma_2^2) - \frac{\delta}{2\sigma_2^2} \tag{4.24}$$

となる。ここで，$\delta = \sum_{k=1}^{n}\sum_{i=1}^{m-1}\sum_{j>i}^{m}(x_{ijk} - 1/2)^2$ である。H_2のもとでの σ_2^2 の最尤推定値は,

$$\hat{\sigma}_2^2 = \frac{2\delta}{nm(m-1)} \tag{4.25}$$

となる。このとき，それぞれの最尤推定値を（4.10），(4.24) に代入して，尤度比検定統計量

$$-2\log\lambda_2 = 2\{\log(\hat{L}) - \log(\hat{L}'')\} \qquad (4.26)$$

を得る。繰り返し数が大きいとき，対立仮説（すべての餌に対する嗜好性は等しい，通常の仮説検定ではこちらが帰無仮説となる）のもとで（4.26）は自由度$\nu = m-1$のカイ二乗分布に従う。

すべての餌に対する嗜好性が等しいという仮説が棄却されたとき，ある餌iとjのどちらが好まれるかなど特定の問題に興味があるなら，第2章，第3章と同様に，尤度比検定やAICを用いることが可能である。しかし，この場合調べたい餌の数が増えると，すべてのモデルの数は非常に大きくなってしまう。例えば，m個の餌があったとき，何も制約条件がないモデルは1個，あるひとつの餌の組み合わせの嗜好性が等しくあとは異なるモデルの数は${}_mC_2$個，ある3つの餌の嗜好性が等しくあとは異なるモデルは${}_mC_3$個などで，全部で2^mのオーダーで考慮すべきモデルの数は増加する。それ故に，餌数が多いときAICなどでモデル選択を行うならば，ステップワイズ検定などの効率的な方法を行うことが望ましい。別の方法として，$\sqrt{n}(\hat{\pi}_1 - \pi_1), \cdots, \sqrt{n}(\hat{\pi}_m - \pi_m)$が平均0，分散・共分散行列$[\sigma_{ij}]$の非正則な多変量正規分布に従うこと（Bradley, 1955）を利用して，多重比較を行う方法がある。多変量正規分布に従って，$\pi_i = \pi_j$のとき，

$$(\hat{\pi}_i - \hat{\pi}_j)/(\hat{\sigma}_{ii} - 2\hat{\sigma}_{ij} + \hat{\sigma}_{jj})^{1/2} \qquad (4.27)$$

は標準正規分布に従うので，2つの特定のπが等しいという仮説を大標本のもとでの漸近理論に従って検定することができる（Manly, 1974）。このとき，我々はわずかに一度非線形最適化計算を行えばよく，必要とされる検定は$m(m\text{-}1)/2$回だけである。ボンフェローニの方法に基づく多重比較は，餌の種類が多くなれば，検出力が低下する。ホルムの方法やシェーファーの方法は単純なボンフェローニの方法よりも検出力が高いことが知られている（永田，吉田，1997）。

4−2−3 適用例：キタオットセイの嗜好性分析

水族館で飼育されていたオットセイに対して，7種類の餌による対比較実験を行った。実験には2カ月間を要した。使用した餌は，マサバ(common mackerel: *Scomber japonicus*)，ニジマス（rainbow trout: *Oncorhynchus mykiss*），ホッケ（Atka mackerel: *Pleurogrammus azonus*），スケトウダラ（walleye pollock: *Theragra chalcogramma*），イカナゴ（Pacific sand lance: *Ammodytes personatus*），スルメイカ（common squid: *Todarodes pacificus*），アジ（horse mackerel: *Trachurus japonicus*）であった。1日に二度（午前，午後），オットセイに二種類の餌を与えた。それぞれの餌は2 kgずつとした。1回の対比較実験の後，餌はすべて片付けられた。実験はオットセイが総重量で2 kgを食べたとき，あるいは2 kgの餌を食べ尽くす前に5分間が経過したときに終了とした。毎日餌の組み合わせを変更し，すべての餌の組み合わせを調べた。午前中と午後の実験では，餌の組み合わせは変えず配置だけを変えた。また，餌に対する学習効果を回避するため，同じ餌を続けて与えないように順番を工夫した。こうして，すべての餌の組み合わせに対して対比較実験を完成させるのに21日間を必要とした（$7\times6/2=21$）。ここでは，午前・午後の餌の配置の効果は考慮せず，1日の総食餌量を1つのデータ単位として考えた。この実験を3回繰り返したので，全部で3セットのデータが得られた（$n=3$）。

対比較実験で食べられた餌の全量をTable 6に示す。食べられた餌の総量から決定される餌の好みの順序は，マサバ＞ニジマス＞ホッケ＞スケトウダラ＞イカナゴ＞スルメイカ＞アジであった。一方，Table 7は，餌の勝ち負け（食べられた餌の量の多少）のみに基づいて点数をつけた餌の順序を与えている。この場合，順序は直接量に基づくものとは若干異なる印象を与え，マサバ＝ニジマス＞ホッケ＞スケトウダラ＞スルメイカ＝イカナゴ＞アジとなった。点数による嗜好性の比較では，マアジとニジマス，スルメイカとイカナゴの優劣はつけられない。

4−2−2で提示された方法をTable 6のデータに適用した。この場合，$m=7$，$n=3$であった。まず分散の同質性を調べるため，ハートレイ検定を行った（石村，1992; Sokal and Rohlf, 1995）。結果の統計量F_{max}は有意に大きくはなく，等分散性は棄却されなかった。Table 8の上の表はパラメータ推定の結果である。推定された順位は，マサバ＞ニジマス＞ホッケ＞スケトウダラ＞イカナゴ＞スルメイカ＞アジであった。この結果は，消費された餌の全量に基づく順位と一致した。Table 8の下表は，Table 7の勝ち負けデータから二項分布を仮定して推定した通常のブラッドリー・テリーモデルのパラメータ推定値である。この場合も，Table 7で得られた順序と一致していた。この一致は理論的に証明することができる（David, 1988）。一方で，正規誤差ブラッドリー・テリーモデルから推定された嗜好性順位と食べられた全餌量から得られた順位とはいつも一致するわけではない。これは，ここで導いた正規誤差ブラッドリー・テリーモデルが直接に量ではな

く，食べた量の比から算出される率を扱っているためである。二項ブラッドリー・テリーモデルの適合度検定結果は有意とはならず，適合度が悪いとはいえないことが示唆された。

パラメータの標準誤差は，(4.15)，(4.20) から計算された (Table 8)。パラメータ推定のための最適化と標準誤差推定のための行列計算は，S-Plus (Version 4.0) の組み込み関数*nlminb*, *solve*などを用いて計算された (Venables and Ripley, 1997)。Table 9 は4−2−2のモデルのもとで推定されたパラメータの相関行列を示している。すべての相関は小さく，その絶対値は大きくても0.45であった。

さらに，仮定された正規誤差の適切さの評価を行った。Fig. 10 は (4.9) から得られた残差プロットである。図中の破線は，(4.13) から計算された $2\tilde{\sigma}$ と $-2\tilde{\sigma}$ の値を示している。正規分布の仮定が正しければ，観測値のほぼ95%はこの破線で囲まれた範囲内にあるべきであるが，この例では96.8%が $\pm 2\tilde{\sigma}$ を示す破線の中に含まれていた。コルモゴルフ・スミルノフ検定は2つのデータセットの一致性を見るためのひとつの方法である (Keeping, 1995)。ここでは，正規分布 $N(0, \tilde{\sigma}^2)$ から1,000個のランダムデータを発生させて，それぞれを観測された残差データと対にして1,000回2標本コルモゴルフ・スミルノフ検定を行った。有意差が得られた確率は0.143 (標準誤差0.058) であった。よって，5%有意水準でみて有意ではなかったので，等分散の正規誤差の仮定はこのデータに対して合理的であったと考えることができる。

仮説検定の結果をTable 10 に与えた。ブラッドリー・テリーモデルの適合度検定は5%有意水準で有意とはならず (P値=0.386，自由度=15)，ブラッドリー・テリーモデル (4.3) が不適当であるということは示唆されなかった。一方，等しい嗜好性に関する検定は強い有意性を示唆した (P値<0.0001; 自由度=6)。この結果は動物が提示された餌に対してある嗜好性をもって摂餌したことを示唆している。最後にTable 11 は，ホルムの方法によって多重比較を行った結果である。高順位の餌の嗜好性パラメータ π と低順位の餌の π の差は強く有意であった。高順位間，低順位間では大きな差は見られなかった。

Table 6. The total amount of each food eaten in the paired-comparison experiment of a northern fur seal. Each value in the matrix shows the total amount of food (i) eaten (unit: kg) in the paired comparison between the row (i) and the column (j)

	Common mackerel	Rainbow trout	Atka mackerel	Walleye pollock	Pacific sand lance	Common squid	Horse mackerel	Total	Order
Common mackerel	-	4.95	4.41	5.88	7.79	7.08	8.25	38.36	1
Rainbow trout	3.93	-	5.90	4.46	7.46	7.84	8.03	37.61	2
Atka mackerel	4.57	2.97	-	5.70	7.94	6.78	6.98	34.94	3
Walleye pollock	3.02	4.54	3.26	-	6.47	8.24	7.45	32.99	4
Pacific sand lance	0.99	1.29	1.06	2.49	-	5.18	5.17	16.18	5
Common squid	1.87	1.01	2.22	0.73	3.82	-	5.11	14.77	6
Horse mackerel	0.60	0.79	1.77	1.41	2.92	3.59	-	11.08	7
Total	14.98	15.56	18.62	20.66	36.40	38.70	40.99	185.92	

Table 7. The wins and losses in the paired-comparison experiment of a northern fur seal. Each value in the matrix shows the number of wins of food (i) in the paired comparison between the row (i) and the column (j), where it is judged that food (i) defeated food (j) when food (i) was eaten more than food (j) in each trial.

	Common mackerel	Rainbow trout	Atka mackerel	Walleye pollock	Pacific sand lance	Common squid	Horse mackerel	Total	Order
Common mackerel	-	2	2	3	3	2	3	15	1
Rainbow trout	1	-	3	2	3	3	3	15	1
Atka mackerel	1	0	-	3	3	2	3	12	3
Walleye pollock	0	1	0	-	3	3	3	10	4
Pacific sand lance	0	0	0	0	-	2	2	4	5
Common squid	1	0	1	0	1	-	1	4	5
Horse mackerel	0	0	0	0	1	2	-	3	7
Total	3	3	6	8	14	14	15	63	

Table 8. The comparisons of the estimated ratings, the precisions and the order between the normal Bradley-Terry model (the upper table) and the binomial Bradley-Terry model (the lower table) for sample data

Normal BT model	Estimate	Standard Error	CV	Order
Common mackerel	0.268	0.033	0.123	1
Rainbow trout	0.247	0.031	0.125	2
Atka mackerel	0.205	0.026	0.129	3
Walleye pollock	0.165	0.022	0.134	4
Pacific sand lance	0.048	0.009	0.190	5
Common squid	0.038	0.008	0.203	6
Horse mackerel	0.029	0.006	0.221	7
Discrepancy	1.145			
n×m(m-1)/2	63			
σ^2(MLE)	0.018			
σ^2(Unbiased)	0.020			
Log-Likelihood	36.847			

Binomial BT model	Estimate	Standard Error	CV	Order
Common mackerel	0.3799	0.301	0.792	1
Rainbow trout	0.3799	0.301	0.792	1
Atka mackerel	0.1388	0.147	1.058	3
Walleye pollock	0.0735	0.088	1.193	4
Pacific sand lance	0.0103	0.017	1.613	5
Common squid	0.0103	0.017	1.613	5
Horse mackerel	0.0072	0.012	1.688	7
Test for goodness of f	Chi-square 18.22	df 15	P-value 0.251	

Table 9. The correlation matrix estimated for the ratings estimated from sample data. The value on the row (i) and the column (j) of the matrix shows the correlation between the rating of food (i) and that of food (j).

	Common mackerel	Rainbow trout	Atka mackerel	Walleye pollock	Pacific sand lance	Common squid	Horse mackerel
Common mackerel	1.000	−0.404	−0.344	−0.300	−0.218	−0.208	−0.195
Rainbow trout	−0.404	1.000	−0.302	−0.254	−0.174	−0.167	−0.157
Atka mackerel	−0.344	−0.302	1.000	−0.172	−0.146	−0.082	−0.078
Walleye pollock	−0.300	−0.254	−0.172	1.000	0.008	0.008	0.006
Pacific sand lance	−0.218	−0.174	−0.146	0.008	1.000	0.388	0.390
Common squid	−0.208	−0.167	−0.082	0.008	0.388	1.000	0.422
Horse mackerel	−0.195	−0.157	−0.078	0.006	0.390	0.422	1.000

Table 10. The results of the likelihood ratio tests for the appropriateness of the Bradley-Terry model and the equal preference for sample data

Hypothesis	Test statistics	Degree of Freedom	P-value
Apprpriateness of model	15.937	15	0.386
Equality of preference	101.231	6	0.000

Table 11. The results of the multiple tests under Holm's method. The adjusted significance level was used instead of 5% in the hypothesis testing of the difference in the two ratings to retain the experimentwise significance level of 5%.

Order	1	2	3	4	5	6	7	
	Common mackerel	Rainbow trout	Atka mackerel	Walleye pollock	Pacific sand lance	Common squid	Horse mackerel	Order
Common mackerel	-	0.302	0.099	0.011	0.000	0.000	0.000	1
Rainbow trout	-	-	0.183	0.027	0.000	0.000	0.000	2
Atka mackerel	-	-	-	0.143	0.000	0.000	0.000	3
Walleye pollock	-	-	-	-	0.000	0.000	0.000	4
Pacific sand lance	-	-	-	-	-	0.163	0.017	5
Common squid	-	-	-	-	-	-	0.109	6
Horse mackerel	-	-	-	-	-	-	-	7

···significant at the adusted level

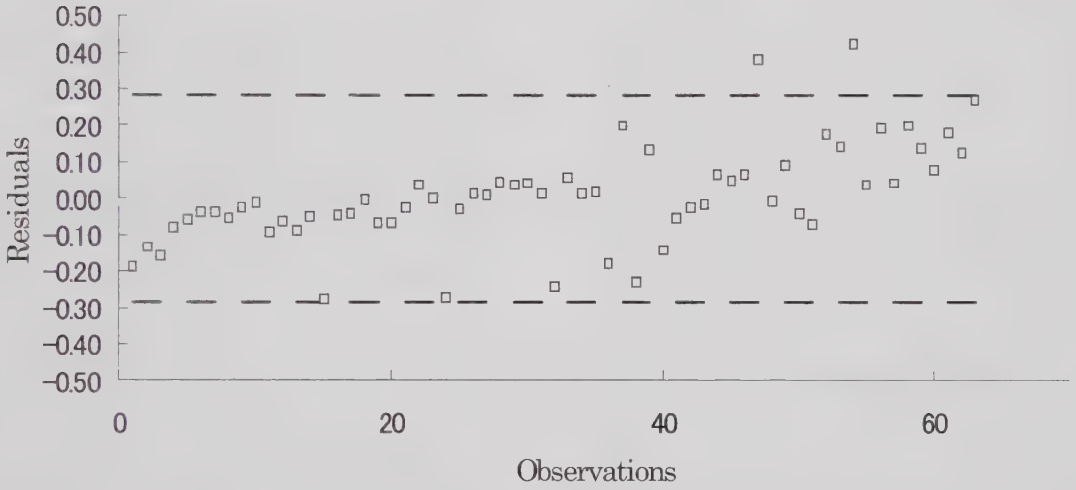


Fig. 10. The plot of residuals with 63 observations for sample data from equation (4.9). The two dotted lines are upper and lower 5% lines. The fitted model is the Bradley-Terry model that has a normal distribution.

4−3 まとめ

食べられた餌の量に基づく嗜好性の分析に現在確立した手法は定まっていないように思われる。正規誤差を持つブラッドリー・テリーモデルはそのような手法の基礎をなすものである。Rowley *et al.* (1989) は食べられた量の情報をもとに正準判別分析を行った。この種の方法は多次元の順序付けを与える。本稿で与えられた正規誤差のもとでのブラッドリー・テリーモデルはRowley *et al.* (1989) のデータにも適用可能であり，1次元の順序を与えるので解釈が容易である。また，モデルの適切さや従来の統計手法に従った検定なども行える。

0から1の値をとるデータに正規誤差の仮定をおくことは明らかに不合理である。それにもかかわらず，ここで正規誤差モデルを用いた理由は，正規誤差モデルがすべての有効なデータを用いることを可能にし，対比較の結果全勝の餌があっても安定した解を与えることが可能であったからである。竹内，藤野 (1988) にあるように，二項ブラッドリー・テリーモデルは，尤度が発散するため，推定プロセスの中で全勝データを同時に扱うことができない。全勝データはその餌に対する強い嗜好性を示唆していると考えることは自然であるので，このデータを推定プロセスから取り除くことは推定結果に偏りを生む原因となるであろう。この意味で，量データを直接扱うことができ，全勝デー

タも扱えるモデルである正規誤差ブラッドリー・テリーモデルは利点があるといえる。もし動物が1回の対比較でどちらの餌も食べなかったら，二項ブラッドリー・テリーモデルと同様に（Jin *et al.*, 1994），ここで提示されたモデルもそのデータを扱うことはできない。しかし，そのとき食欲がなかったと考えれば，このことは大きな問題とはならないであろう。自然に全勝データを扱うことができるより進んだ解析法として，0データを特別扱いして，ある確率で0をとり，それ以外では対数正規分布に従うとするモデル（平松, 1995）や，ブートストラップによる方法の応用（Manly, 1991）が考えられるが，本稿では取り上げなかった。

本稿の例では，等分散性の仮定は満足されていたが，一般には分散は不均一である場合が多いであろう。検定により分散の不均一性が確認された場合は，等分散の仮定を弱める必要がある。しかしその場合，全勝データを扱えるなどの利点は損なわれるので（全勝なら分散は0になるので），層化により分散が異なる2つのグループに分けるなどの限定的な分散不均一性の取り扱いが現実的であるように思われる。また，分散の穏やかな不均一性の結果は全体的な有意性検定に対しては重大ではないということが知られている（Sokal and Rohlf, 1995）。

提示された正規誤差ブラッドリー・テリーモデルは，通常のブラッドリー・テリーモデルとサーストン・モステラーのモデル（ケースV）の一種の統合であると考えることもできる（Mosteller, 1951; David, 1988）。正規誤差モデルの使用は確率的取り扱いを容易にし，もとのブラッドリー・テリーモデルで考案されていた方法をすこしの変更で用いることを可能にした。例えば，対比較を行うときに提示の順序の効果がある場合（David, 1988）や複数の捕食者がいる場合などにモデルを拡張することは容易である。

Manly（1974）は摂食された個数を扱う実験において選択実験を2つに分類している。ひとつは，タイプ1選択実験と呼ばれるもので，餌密度が実験期間中に変わらない場合の実験で，もうひとつのタイプ2選択実験は餌密度がその消費に従って実験期間中に変わるものである。本稿で提示された正規誤差モデル内に，餌密度の項を含むことによってタイプ1選択実験は容易に扱えるであろう。タイプ2への拡張については，より複雑なモデルが必要となる。Manly（1974）は，タイプ1実験は比較的単純で，タイプ2実験は嗜好性の効果を弱める傾向があるので，可能ならタイプ1実験を計画するべきであると指摘している。

本稿では，動物が本来持っている嗜好性を調べるため，実験室で与える餌の量を等しくし，餌密度の違いによる効果を取り除いている。自然界では，餌の密度は種間で大きく異なり，その生息場所・捕まえやすさなども様々である。今後は，野外の観察採集データを組み合わせることにより，これらの影響下での嗜好性の評価手法を開発するとともに，実験のデザインもそのような影響の評価を行えるものにする工夫が必要となるであろう。また，第2章や第3章で与えられた回帰モデルやその拡張を取り込む形でより洗練されたアプローチを考案することも可能と考えられる。それにもかかわらず，正規誤差モデルは単純さと応用の広さから十分な利点を有している。より現実に即したモデル開発の際の基礎として本稿で提示されたモデルが役立つことが期待される。

第5章 生態系モデルを用いた漁業の影響評価

5−1 漁業生態系モデル

第2章，第3章で生物資源の分布範囲，個体数などの評価を得，第4章で餌の嗜好性を扱った。こうした情報は生態系を考える上で基礎となるインプットデータを構成すると考えられる。個体群に関する分布やパラメータの不偏で精度の良い推定値を得ることは生態系モデルの信頼性の向上に有益なものとなる。本稿では特に，近年世界中で広く利用されてきている生態系モデル，エコパス・エコシムの紹介（松田，岡村, 2002）を行い，三陸沖データを用いてエコパス・モデルを構築し，さらにエコシム・シミュレーションの適用を行う（Okamura *et al.*, 2001c; Okamura *et al.*, 2003c）。ここでは，第2章から第4章で開発した方法を用いることにより得られる情報を扱わないが，将来それらを取り込むことにより，どのような改善が期待されるかを議論する。

5−2 エコパス・エコシムとその西部北太平洋への適用

5−2−1 エコパスによる生態学的アプローチ

エコパス（Ecopath）は，ある期間で生態系のバイオマスの流れは全体として釣り合っているという仮定のもとに，連立方程式

$$B_i \cdot PB_i \cdot EE_i - \sum_{j=1}^{n} B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji} - EX_i = 0 \quad (5.1)$$

を解くことによって，未知パラメータを推定する方法を基礎とする（Christensen *et al.*, 2000）。ここで，上の記号はそれぞれ，B_i：種 i のバイオマス（資源重

量），PBi：種 i の資源重量あたりの生産量，EE_i：種 i の生産量のうちで捕食や漁獲によって利用される部分の割合（0から1までの値をとる），QB_j：捕食者 j の資源重量あたりの消費量，DC_{ji}：捕食者 j の餌のうち種 i が占める重量割合（摂餌組成），EX_i：種 i の漁獲などによる生態系外へのバイオマスの流出，を意味する。上の連立方程式を解くことにより，一般に種 i の中でひとつのパラメータだけ（B_i，PB_i，QB_i，EE_iのうちどれか）が推定される。EX_iとDC_{ji}はすべての i に対して常に与えられていなければならない。通常推定するパラメータとしては，EE が適当である。というのは他のパラメータは水産資源学の従来の方法によりモデルの外で推定することが可能であるからである。資源重量はVPA（平松, 2001）などを用いて，PBは平衡状態にあるとき全死亡係数に等しいという仮定を用いて，QBは体重や遊泳速度，水温などからの摂餌量の推定式を用いて推定されうる。もちろん，EE の値を仮定して，他のパラメータを推定することも可能である（あらかじめEE を仮定するときは，通常0.8から0.95ぐらいの値を与える）。EE の値は0から1までの値をとるので，パラメータを推定したときにEE が1を越えると釣り合いがとれていないことになり問題である。このようなときは，他のパラメータやDCの値などを合理的な範囲で調整して釣り合いがとれるようにする必要がある。

エコパスのひとつの利点は，EE以外のパラメータが従来の水産資源学での知見から推定されることからも分かるように，モデルを動かすのに必ずしも新たに調査をする必要がないということである。不明部分は近縁種の情報から仮定することも可能であるし，実際，開発者らは生態系内の種を情報不足により削除してしまうよりは，あて推量でも何らかの値を入れることを薦めている。これは，ユーザーが大きな影響はないと考えて削除したものが，モデルの中では大きな影響を持ち得ること，また感度解析やベイズ的なリサンプリング法による不確実性の考慮を行うことも可能である（この方法はエコレンジャー(Ecoranger)と呼ばれている）ことによるのであろう。この特徴は，従来の生態系モデルと比べてデータ構築を非常に容易なものとした。従来の生態系モデルは非常に多くの知見，パラメータを必要とするものというイメージが強かったが，エコパスのインプットデータの作成ははるかに容易である。これが，エコパスが世界中で広く利用されていることのひとつの大きな理由と思われる。様々な魚種の生物学的パラメータはフィッシュベース（FishBase）と呼ばれるホームページから入手することも可能である（http://www.fishbase.org/search.cfm）。

エコパスのプログラムをホームページからダウンロードして，インストールすると4つのサンプルデータが入っているので，それらを使ってエコパスの操作法を実践的に学ぶことができる。新たな生態系のデータを作成するとき，新規作成ボタンを押すと，最初にデトライタス1種だけが表示される。これは，エコパスが必ず最低でも1つのデトライタスを必要とすることを意味する。つまり，エコパスはデトライタスからマグロ，クジラまで，生態系全体の構成種を（公平に）モデル化し，これは従来水産資源学で知られてきた低次生産か高次捕食者のどちらかに中心を置いた生態系モデルと異なるもうひとつの大きな特徴となっている。

エコパスの中で連立方程式を解く時間は非常に早い。これは，最初から行列演算を行うのではなく，できるだけ推定するパラメータを減らすようアルゴリズムが工夫されているからである。アルゴリズムの詳細な式はプログラムのヘルプファイルに記載されている。エコパスプログラムが有する詳しいヘルプファイルやマニュアルの存在も利用者増の一翼を担っているものと考えられる。

モデルの形から，このままでは各種が平衡状態にあるという仮定の下でしかモデルを扱えないが，現在のモデルではBA（Biomass Accumulation）というパラメータも指定することができ，非平衡状態も扱うことが可能である。BAは次年の資源重量の増加分（または減少分）である。これはデフォルトでは全生物種で0になっているが，十分に開発されている魚種に対してこの値を指定することは特に重要となる。

エコパスのインプットデータから，未知パラメータの推定値を得ると，その推定結果を使って様々な生態学的指標を出力することができる。例えば，生態系内の各種の入出力は等しいとした式

消費量＝生産量＋呼吸量＋同化されない食物量 (5.2)

のもとで，エコパスで推定したパラメータから，呼吸量，同化されない食物量を計算することができる。この釣り合い式は，生態系のエネルギーの流れを視覚的に表示するフロー・ダイアグラムを描くときの基本的な値となる。フロー・ダイアグラムでは，箱型で各種を表し，箱の面積はその種の資源重量の対数値に比例するように描かれる。箱は栄養段階の低いものから高いものへ下から上へと並べられる。フロー・ダイアグラムの一例をFig. 11 に示す。資源重量や生産量，呼吸量などを図中に書き込むことも可能であるが，繁雑になるのでここではダイアグラムだけを示した。エコパスの中で種 i の栄養段階は，

$$TL_i = 1 + \sum_{j=1}^{n} DC_{ij} \cdot TL_j \qquad (5.3)$$

で計算される。ここで，DC_{ij}は種iの食餌量のうち餌jの比率であり，TL_jは餌jの栄養段階である。デトライタスや植物プランクトンの栄養段階は1に等しいとして，下から順番に計算する。

こうして計算される栄養段階などを使って，エコパス内では理論生態学の概念に基づく様々な計算をし，視覚的に分かりやすい形で結果の表示を行うことができる。例えば，栄養段階を離散的な値に分類して，各栄養段階でのエネルギー・フローや資源重量を3次元ピラミッドにして出力したり，ある栄養段階のものから特定の種までのエネルギーの流れの全ての経路を表示したりすることが可能である。

ここでは，特にMixed trophic impacts（MTI）という概念を紹介する。これは，ある種の資源重量の増加が生態系内の他の種の資源重量に与える影響の評価を行うものである。MTIは種の数の大きさの正方行列の形で表され，行の種が増加したときの列の種への効果をあらわす。最初に，i行j列成分（種iと種jの交互作用を表す）は，

$$\mathrm{MTI}_{ij} = DC_{ij} - FC_{ji} \qquad (5.4)$$

で計算される。ここで，DC_{ij}は上で定義されたものと同じであり，FC_{ji}は餌jが捕食された量のうち捕食者iによるものの割合である。MTIは最終的に，上の式から得られた行列に恒等行列を加えてから，逆行列を計算することによって得られる。結果は，上向きの棒と下向きの棒による相対的なインパクトの大きさで表示される。上向きの棒は，行の種が少し増加したとき，列の種も増加傾向を示すことを表し，下向きの棒は逆に行種の増加が列種を減少させる効果を持つことを示す。漁業が存在すれば，種の中に漁業も含んだ結果が表示される。

このMTIの結果は，エコパスの釣り合いが実現されているある期間のみで成り立つもので，長期間にわたってこの効果が続くと考えるべきではない。これは，生物量が変わっていくと摂餌組成も変わっていくはずであるが，その効果はMTIの中では考慮されていないからである。摂餌組成の変化を考慮した生物量の変動による生態系へのインパクトは，次に説明するエコシムによって扱うことが可能である。

5−2−2 エコシムと資源変動のシミュレーション

エコシム（Ecosim）は，特に漁業の変化が生態系に長期的にどのような影響を与えるかを見るために考え出されたシミュレーションモデルである。エコシムは推定されたパラメータを含むエコパスのインプットデータを基礎に構築されるものであるから，エコパスと独

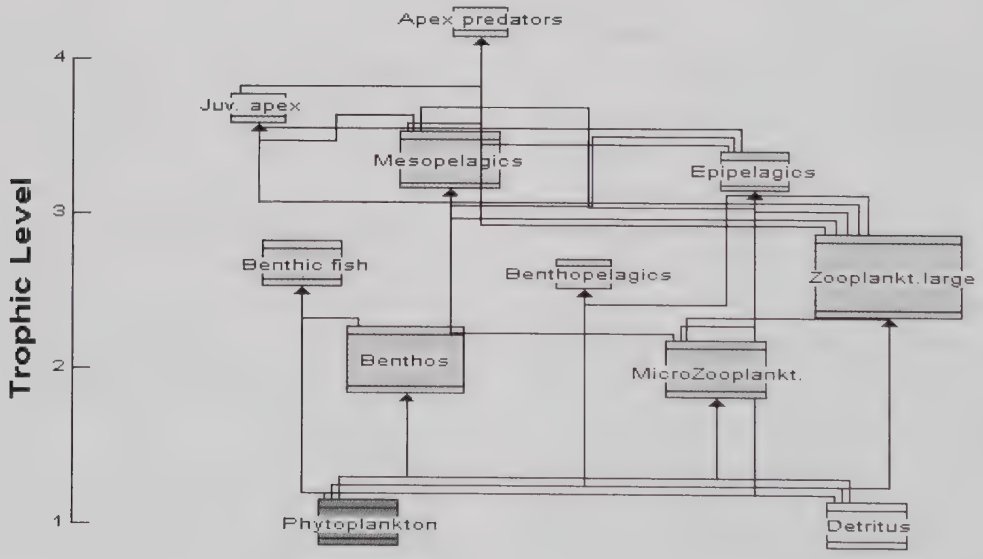


Fig. 11. An example of the flow diagram output by Ecopath. From the top to the bottom, apex predator, juvenile apex, mesopelagics, epipelagics, benthic fish, benthopelagics, zooplankton large, benthos, micro zooplankton, phytoplankton, and detritus.

立に扱われるものではなく，エコパスを拡張・発展したものと考えるべきである。

エコシムでは，上で述べられたように生物重量の変化に伴う摂餌組成の変化を考慮することを可能にするため，捕食者 j による餌 i の捕食量を

$$C_{ij} = v_{ij} a_{ij} B_i B_j / (v_{ij} + v'_{ij} + a_{ij} B_j) \qquad (5.5)$$

によって定義している。ここで，a_{ij} は捕食者 j による餌 i の有効探索率であり，v_{ij} と v'_{ij} はバルネラビリティー・パラメータ（vulnerability parameter）と呼ばれるもので，餌生物を捕食者に対して有効な状態にあるものとそうでないものとに分けたときの2つの状態間の交換率である。v_{ij} は捕食者が利用できない状態から利用できる状態への移行率であり，v'_{ij} は利用可能な状態から利用可能でない状態への移行率である（Fig. 12）。バルネラビリティー・パラメータは，第4章の嗜好性と密接に関係している（Appendix 4）。

この C_{ij} を用いてエコシムの基本式は，エコパスの基本式（5.1）を

$$B_i \cdot PB_i - \sum_{j=1}^{n} B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji} - PB_i \cdot B_i (1 - EE_i) - EX_i = 0 \qquad (5.6)$$

のように書き換えたとき，右辺の0を生物重量の時間による変化率 dB_i/dt で置き換え，$B_i \cdot PB_i$ を $g_i \Sigma C_{ji}$ で，$\Sigma B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji}$ を上の ΣC_{ij} で置き換えることにより得られるものであり，

$$dB_i/dt = g_i \sum_{j=1}^{n} C_{ji} - \sum_{j=1}^{n} C_{ij} + I_i - (M_i + F_i + e_i) B_i \qquad (5.7)$$

と書かれる。ここで，g_i は純成長効率（net growth efficiency）と呼ばれるもので PB_i/QB_i で計算され，I_i は移入してくる資源重量，M_i は捕食以外の自然死亡率，F_i は漁獲率，e_i は漁獲以外の生態系外への流出割合である。

上の式の微分方程式を解くことにより，時間的な資源の変動が計算される。エコパスのインプットデータで BA が全種に対して0であるときは，それで生態系は釣り合いがとれているのであるから，漁業を変化させないとエコシムシミュレーションを実行しても何も変わらず，相対資源量の時間的な変動は一定のままとなる。漁獲率の値を変えたときにはじめて，生態系への影響を見て取ることができる。漁獲率の変化はコンピュータ上でマウスを使ってスケッチして任意の形で与えることも可能である。

上の式で，エコパスにはなかったが，新たに与えられた値として v_{ij}，v'_{ij} の値がある（a_{ij} はエコパス推定値と v_{ij}，v'_{ij} から求まる（Appendix 4）。これは後で述べるように，他の情報を追加することにより推定することも可能であるが，そうでないとき任意にユーザーが指定してやらなければならない。エコシムプログラム中では $v_{ij} = v'_{ij}$ という仮定がおかれている。最初に，デフォルト値として全種に対して一定の値 $v_{ij} = v = 0.3$ が与えられている。このバルネラビリティー・パラメータは非常に重要な値で，プログラム中で0から1までの値を与えることになっているが，この値が小さい（0に近い）と生態系はボトムアップ型のものになり，大きい（1に近い）とトップダウン型のものになることが理論的に知られている（Christensen *et al.*, 2000）。小さなバルネラビリティー・パラメータの値を選んだとき，生態系はかなり安定したものとなり，大きな回復力を示すようになる。大きなバルネラビリティー・パラメータの値を選ぶと，生態系は不安定になり，激しく振動し回復しなくなることもしばしばである。このことは，バルネラビリティー・パラメータを大きくしたときのトップダウン型モデルはロトカ・ボルテラ型モデルに近づいていくので，ロトカ・ボルテラモデルがしばしば周期振動を示す（巌佐，1990）ことから想像に難くない。バルネラビリティー・パラメータを推定しない場合には，バルネラビリティー・パラメータの値を中高低3つの場合に設定してシミュレーションを行うなどの配慮が必要となろう。

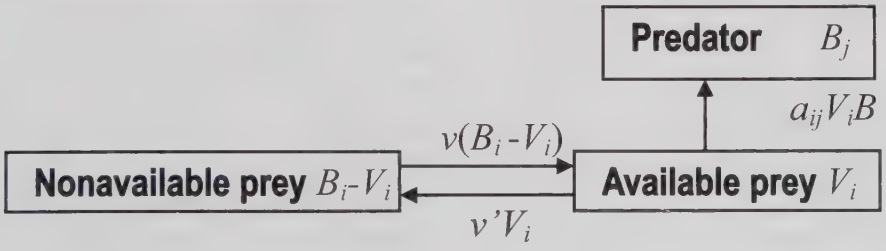


Fig. 12. The diagram of the vulnerability parameter. v and v' are the vulnerability parameters, which denote the exchange rate between available and nonavailable states. a_{ij} is the search rate of prey i by predator j.

バルネラビリティー・パラメータを推定するためには，時代の異なる2つのエコパスインプットデータを構成することから推定する方法，進化生態学的見地から最適値を推定する方法，時系列データを利用するものなどいくつかの方法がある。上に述べたようにバルネラビリティー・パラメータの大きさは生態系の安定性を決めるので，逆に時代の異なる2つのエコパスデータがあれば，その変動からバルネラビリティー・パラメータが推定可能である。進化生態学的な方法は，生物が採餌(forage)に時間をかけすぎるとその分，捕食者に狙われる危険が増すので，両者の間にはあるバランスがあると考えて（5.5）の消費量を生物が捕食に要する時間の関数として書き換え，（5.7）式を生物量Bで割った$(dB/dt)/B$が最大になるようなバルネラビリティー・パラメータを選ぶものである。採餌時間はエコシムの中で自動的に計算される（Christensen *et al.*, 2000)。しかし，現在のところ，最も有効であると考えられているのは最後の時系列データを用いる方法である。この方法では，少なくともひとつの漁獲率の時系列を与えて，それによる資源の変動とCPUEなどの資源量指数データとの差を最小にするようにバルネラビリティー・パラメータを推定する。

エコパス，エコシムの基本モデルは，上にあるように年齢情報をプールしたプロダクションモデル型であり，プログラムは詳細な年齢情報を取り込める形にはなっていない。しかし，エコシムの中では遅延差分モデル(delay-difference model)を用いることにより，生活史を考慮することができる（Hilborn and Walters, 1992; Walters *et al.*, 2000)。そのためには，エコパスインプットデータ作成の際，生活史を考慮するべき種を成熟(adult)と未成熟(juvenile)の2つのグループに分けておくことが必要となる。エコシムを実行するとき，成熟グループと未成熟グループをリンクするように設定すると，未成熟から成熟への加入が遅延差分モデルにより組み込まれることになる。遅延差分モデルの基本的な式は，成熟をA，未成熟をJと書くとき，次のように与えられる：

$$B_{A,t+1} = e^{-Z_{A,t}}[\alpha_{A,t}(C_{A,t})N_{A,t} + \rho_A B_{A,t}] + I_A + w_{J,k,t}N_{J,k,t} \quad (5.8)$$

$$N_{A,t+1} = N_{A,t}e^{-Z_{A,t}} + N_{J,k,t} \quad (5.9)$$

$$N_{J,1,t+1} = R(B_{A,t}, N_{A,t}, C_{A,t}) \quad (5.10)$$

$$N_{J,a,t+1} = e^{-Z_{J,t}}N_{J,a-1,t} \quad (a = 1,\cdots,k) \quad (5.11)$$

$$w_{J,a,t+1} = w_{J,a-1,t} + g'C_{J,t}/N_{J,t} \quad (5.12)$$

ここで，tは時間（月単位），$Z_{A,t}$は成熟グループの全死亡率$=M_{A,0}+e_{A,0}+F_{A,t}+\Sigma C_{A,j}/B_{A,t}$，$Z_{J,t}$は未成熟グループの全死亡率$M_{J,0}+e_{J,0}+F_{J,t}+\Sigma C_{J,i}/B_{J,t}$，$I_A$は移入してくる成熟個体の生物量，$N_{J,a,t}$は年齢（月単位）$a$，時間$t$の未成熟個体の数，$R(B_{A,t}, N_{A,t}, C_{A,t})$は成熟個体の生物重量，個体数，消費量から月$t$に産み出される年齢（月単位）0の未成熟個体の数を予測する再生産関数，kは未成熟から成熟に加入する年齢（月単位），$w_{J,a,t}$は年齢a，時間tの体重，$C_{J,t}$は月tの未成熟個体による全消費量，$N_{J,t}$は月tのはじめの未成熟個体の全数（年齢で足し合わされたもの），g'は未成熟個体の成長効率，$\alpha_{A,t}(C_{A,t})$とρ_Aはそれぞれ成長モデル$w_{A,t}=\alpha+\rho w_{A,t-1}$の切片と傾きであり，切片$\alpha$は月$t$の成熟個体の消費量$C_{A,t}$に依存すると仮定されている。

このような遅延差分モデルによる生物の年齢とサイズ構造のモデル化は成長に伴う摂餌組成の変化，死亡，加入プロセスの変化の明確な表現を可能にするものである。生活史のモデル化は特に，成熟と未成熟で餌種が異なる高次捕食者（例えば，未成熟ではプランクトン食であるが，成熟すると小魚を食べるようになるもの）について行うことが重要であると考えられる。

長期的な資源の変動を見る際，環境変動をどのように取り込むかは興味深いところであるが，現在のところエコシムは環境要因と各魚種の関係を直接モデル化することは出来ない。しかし，あらかじめ捕食量などがある関数形に従うと仮定することにより，各種の生物重量あたり消費量(QB)を季節的あるいは長期的に変動させて間接的に環境の影響を扱うことが可能である。1次生産者に対しては，生物量の変動を直接モデル化することができる。

また，エコシムの重要なプログラムルーチンとして最適な漁獲方針を探索する機能がある。この場合は，エコパス内で漁業を管理目的に合うよう分類を行い（例えば，延縄漁業，トロール漁業，…，など），なおかつ各種の市価や船舶運用の経費等を設定しておくことが必要となる。そうした場合，経済価値や生物資源保護などの目的関数の重み付き和を最大にするように将来の漁獲戦略（漁獲率の値）を計算することが可能である。この種のプログラムを用いることにより，従来の単一種資源管理との比較などを通じて複数種一括管理の可能性を探ることも可能となるであろうことが期待される。

5−2−3 適用例：三陸沖エコパス・モデル

近年，鯨類はかなりの量の海洋資源を利用しており，太平洋においては漁業生産の少なくとも数倍にのぼるであろうという報告がなされた（Trites *et al.*, 1997;

Tamura and Ohsumi, 1999)。そのような研究を基礎として，日本政府は2000年から第2期北西太平洋鯨類捕獲調査（JARPN II）を開始した（藤瀬，2002)。JARPN IIの主目的は，鯨類の餌消費や嗜好性の調査に基づいてその摂餌生態や海洋生態系での地位，ひいては鯨類を含む海洋漁業資源の生態系を考慮した管理方式の確立である。将来の生態系を考慮した複数魚種一括管理方式の完成に向けて，生態系モデルの構築はその基礎情報を与える。近年，世界中で生態系モデルによるアプローチに対する興味が高まっているが，その中でもエコパス・エコシムは広く適用が行われている代表的なモデルである（Christensen *et al.*, 2000)。

エコパス・エコシムを用いた先駆的研究のひとつとして，Trites *et al.*（1999a）のベーリング海東部におけるエコパス・モデルの分析がある。彼らの研究の目的は，1950年代の海産哺乳類の捕獲による減少が1950年代から1980年代にかけてのスケトウダラの激増を説明することができるかどうかを明らかにすることにあった。彼らはその解析結果から，ベーリング海東部の主要な魚種の生物重量に見られた変化の大きさは単に捕食・被食の関係性だけからは説明できず，環境変動のようなレジーム・シフトを含む他の要因の影響がより重要だったであろうと結論した。また，Trites *et al.*（1999b）では，エコパス・エコシムは管理道具としては時機尚早ではあるが，科学的道具として役立つと結論している。

ここでは，北太平洋三陸沖で鯨類の捕食と漁業の間に競合関係が在り得るのかを調べるために，三陸沖エコパス・モデルを構築し，エコシム・シミュレーションによって検討を行う（Okamura *et al.*, 2001c; Okamura *et al.*, 2003c)。JARPN IIの予備調査において，摂餌生態調査は主に，ミンククジラ管理海区（Fig. 3）のひとつとして設けられた海区7にて行われた。これは，予備調査のため比較的狭い海域での調査となったことと，漁業資源と鯨類捕食圧の直接的な関係を知るため関心の高い沿岸領域に調査海域を絞ったことによる。それ故，ここでのエコパス・モデルも主に三陸沖で得られたデータを中心として構築した。

三陸沖エコパス・モデルの構築にあたって，興味の主な対象は鯨類の捕食の影響であったので，多くの鯨種をプールせず別々に取り込むこととし，例えば，ハクジラ類はマッコウクジラ，ツチクジラ，イシイルカ，コビレゴンドウ（タッパナガ），その他のハクジラ類の5つのカテゴリーに分けた。また，将来の複数種管理への応用を考えて，たとえよく似た生活史を持つものであったとしても，TAC対象種をはじめとする日本の商業漁業の中の重要魚種は別々に扱うことにした。例えば，サンマ，マイワシ，カタクチイワシなどは小型浮魚でよく似た栄養段階にあるが，日本の漁業の中で非常に重要な種であるので，鯨類の餌の小型浮魚としてひとくくりにせず，別個に扱うこととした。

結果として，三陸沖エコパス・モデルは30種類の構成要素を持つこととなった（Table 12)。用いたインプットパラメータをTable 12（*B*, *PB*, *QB*, *EE*)，Table 13（摂餌組成*DC*)，Table 14（漁獲量*C*）に示す。インプットパラメータとその他の重要な仮定に対する根拠はAppendix 5に与えた。大部分のデータは一般に入手可能な文献を利用した。鯨類のバイオマスに関する情報はGovernment of Japan（2000）のAppendix 1のTable 1にある海区7のデータからとった。摂餌組成のデータはHunt *et al.*（2000）のAppendix 10.11と10.12を用いた。魚類に関する情報は様々な文献から集めたが，適当な情報がなかったときは，Trites *et al.*（1999a）の中の類似種のパラメータやインターネット上のフィッシュベースにある近縁種の情報等を使用した。

エコパスにより推定した未知パラメータの結果をTable 15に与える。深海性のイカ類と底棲無脊椎動物のバイオマスは*EE*を0.95と仮定して推定した。大部分の構成種は大きな*EE*を持っていたが，いくつかの種については比較的小さな*EE*が見られた。*EE*の小さな種はその種の情報の不足を反映しているように思われる。この結果はパラメータの変更の必要性を示唆するが，それらが一般に低次の栄養段階のもので重要魚種でなかったことから，ここでは修正をほどこさなかった。このことは仮定された捕食者－餌のリンクのもとで，極端な影響は与えないと考えられる。構築したエコパスにMTIを適用した結果をFig. 13に与える。鯨類の増加が魚類に与えるインパクトは短い期間ではきわめて小さい。しかし，いくつかの魚類の増加は鯨類のバイオマスに幾分か正の作用を施すように見える。

さらに，長期的な鯨類の捕食と漁業資源の関係を調べるために，エコシム・シミュレーションを行った。ここでは，4つのシナリオのもとで，将来50年間の各構成種の相対バイオマスの変化をシミュレーションした。4つのシナリオを

シナリオ 1: 今後50年間鯨類の捕獲率を0とする
シナリオ 2: 今後50年間魚類の漁獲率を0とする
シナリオ 3: 今後50年間鯨類の捕獲率を2倍にする
シナリオ 4: 今後50年間魚類の漁獲率を2倍にする

と定めた。

エコシム結果は，バルネラビリティー・パラメータの設定の影響を強く受けるので，0.3と0.6の2つのバルネラビリティー・パラメータの設定のもとでシミュ

レーションを行った。0.3はエコシムのデフォルト値であり，0.6はその2倍である。ここでは，*BA*を仮定しなかったので，漁業の変化がないときは，相対バイオマスの曲線は一定のままである。

さらに，バルネラビリティー・パラメータを三陸沖の漁業資源の時系列データを用いて予備的に推定することを試みた。使用したデータは1987年から1999年までのマイワシ，マサバ，スルメイカの漁獲率とバイオマス推定値である（Fig. 14, Appendix 5）。

また，生態系における鯨類の個別の役割を調べるため，主要な大型鯨類であるミンククジラ，ニタリクジラ，マッコウクジラを生態系から取り除いたときの影響をエコシムによって同様に検討した。ミンククジラ，ニタリクジラ，マッコウクジラは2000年のJARPN IIの捕獲対象種であった。

エコシムの結果をFig. 15からFig. 22に示す。各図で縦軸の目盛は異なっていることに注意が必要である。Fig. 15と16は，シナリオ1のもとで，それぞれバルネラビリティー・パラメータ＝0.3とバルネラビリティー・パラメータ＝0.6のときの相対バイオマスの変化を示している。鯨類のバイオマスの増加は一部のイカ類を除いて餌生物の減少をもたらした。高いバルネラビリティーを設定したときの鯨類のバイオマス変化の振幅は，低いバルネラビリティーの時に比してかなり大きく，いくつかの魚類の相対バイオマスは数十パーセントから100パーセントまでの間で減少し，鯨類は逆に数十パー

Table 12. Basic input parameters. *B*: Biomass (t/km^2), *PB* is production/biomass (/year), *QB*: consumption/biomass (/year), *EE*: ecotrophic efficiency, *P/Q* is production/consumption.

Group name	*B*	*PB*	*QB*	*EE*	*P/Q*
Minke whale	0.035	0.02	6.44		
Bryde's whale	0.002	0.02	5.444		
Other baleen whale	0	0.02	4.688		
Sperm whale	0.024	0.02	4.594		
Baird's beaked whale	0.04	0.02	5.791		
Dali's porpoise	0.017	0.06	14.39		
Short-finned pilot whale	0.036	0.06	8.399		
Other toothed whale	0.1	0.06	11.657		
Northern fur seal	0.001	0.06	18.744		
Sea birds	0.003	0.8	34.375		
Albacore	0.004	0.54	2.5		
Swordfish	0	0.6	6.4		
Skipjack tuna	0.025	1.08	32.57		
Blue Shark	0.059	0.48	1.5		
Pollock	1.339	0.5	2.64		
Lanternflsh	5.2	0.9	25.276		
Common squid	0.109	3.2	10.667		
Flying squid	0.073	3.2	10.667		
Deep sea squid		106	5.333	0.95	
Micronectonic squid	2.042	3.2	10.667		
Mackerni	0.134		9.3		0.3
Pomfret	0.047		6		0.3
Sardine	0.986	1.04	22		
Anchovy	1.666	2.15	23		
Saury	1.71	1.05	5		
Benthic invertebrates		1048	7.69	0.95	
Large zooplankton	50	5	22		
Small zooplankton	55	6	22		
Phytoplankton	33.083	97.482			
Detritus	165.415				

Table 13. Diet composition. The columns sum up 1.

prey/predater	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Minke whale																												
Bryde's whale																												
Other baleen whale																												
Sperm whale																												
Baird's beaked whale																												
Dali's porpoise																												
Short-finned pilot whale																												
Other toothed whale								0.00																				
Northern fur seal								0.00																				
Sea birds								0.00																				
Albacore																												
Swordfish																												
Skipjack tuna																												
Blue Shark																												
Pollock	0.10																											
Lanternflsh	0.10	0.20	0.05	0.05	0.20	0.70	0.10	0.17			0.05		0.05	0.02	0.02		0.10	0.10	0.10		0.02	0.15						
Common squid					0.10	0.05	0.10		0.15	0.09		0.20	0.02	0.20			0.05				0.01	0.45						
Flying squid				0.05	0.05		0.10		0.15	0.05		0.20	0.02	0.20				0.02			0.01	0.10						
Deep sea squid				0.60	0.10		0.20	0.20		0.05		0.20	0.02	0.20				0.30			0.01	0.10						
Micronectonic squid			0.05	0.05	0.10	0.05	0.20	0.30	0.16	0.09		0.20	0.02	0.20			0.05	0.05	0.05		0.01	0.05						
Mackerni	0.10	0.20	0.05	0.10	0.10	0.10	0.20.	0.15	0.30		0.05	0.20	0.01	0.02														
Pomfret					0.05	0.05		0.01	0.06	0.14	0.05		001	0.04														
Sardine	0.20	0.10			0.05		0.03	0.03	0.06	0.14	0.05		040	0.04	0.02			0.10			0.02	0.02						
Anchovy	0.20	0.10	0.05	0.10	0.10	0.05	0.05	0.10	0.06	0.14	0.05		040	0.04	0.04		0.10	0.10	0.10		0.12	0.10						
Saury	0.20				0.05		0.03	0.03	0.06	0.14	0.40			0.04	0.02		0.20	0.10	0.20		0.02	0.01						
Benthic invertebrates				0.05	0.10			0.02		0.04					0.10		0.10		0.10									
Large zooplankton	0.05	0.30	0.40							0.10	0.03		0.05		0.45	0.60	0.30	0.10	0.30	0.60	0.50	0.02		0.20	0.10			
Small zooplankton	0.05	0.10	0.40							0.03	0.32				0.35	0.40	0.10	0.10	0.10	0.40	0.30		0.30	0.80	0.90		0.10	
Phytoplankton																							0.70				0.80	0.90
Detritus																		0.03	0.05							1.00	0.10	0.10
Total	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

セントの増加を示した。一般にバルネラビリティーが高いとき，生態系はトップダウン型となるので，この結果は自然なものである。Fig. 17，18は，シナリオ2のもとでの結果である。このシナリオのもとでの魚類への影響は非常に大きいが，鯨類への影響は全体的にそれほど大きくはない。しかし，魚類を餌とする鯨類への影響は無視できない大きさである。魚類の相対バイオマスは，低いバルネラビリティー・パラメータの時は数十パーセントの増加だったが，高いバルネラビリティー・パラメータのときは数百パーセントの増加を示した。いくつかの鯨類は数十パーセントの増加を示した。Fig. 19，20は，シナリオ3のもとでの結果である。鯨類の減少は，競合生物である大型魚類と餌である小型魚類の数十パーセントから100パーセントの範囲での増加をもたらした。スルメイカや小型浮遊イカは減少傾向を示し，減少は特にバルネラビリティー・パラメータが大きいとき顕著であった。これは，鯨類以外の捕食生物の増加による間接的な影響であると考えられる。Fig. 21，22は，シナリオ4のもとでのシミュレーション結果である。魚類に対する漁獲率の減少は魚類の相対バイオマスの劇的な変化をもたらした。多くの魚類，特に大型で高次捕食者に属するものは，バルネラビリティー・パラメータの高低にかかわらず激減した。高いバルネラビリティー・パラメータの設定

Table 14. Catches for whales and fishes separately. The unit is t/km^2/year.

Group name	Whaling	Fishery	Total
Minke whale	0.0005	0	0.0005
Bryde's whale	0	0	0
Other baleen whale	0	0	0
Sperm whale	0	0	0
Baird's beaked whale	0.0005	0	0.0005
Dali's porpoise	0.00063	0	0.00063
Short-finned pilot whale	0.0005	0	0.0005
Other toothed whale	0.0005	0	0.0005
Northern fur seal	0	0	0
Sea birds	0	0	0
Albacore	0	0.00123	0.00123
Swordfish	0	0.00005	0.00005
Skipjack tuna	0	0.00492	0.00492
Blue Shark	0	0.01767	0.01767
Pollock	0	0.40167	0.40167
Lanternflsh	0	0	0
Common squid	0	0.03284	0.03284
Flying squid	0	0.02178	0.02178
Deep sea squid	0	0	0
Micronectonic squid	0	0.61261	0.61261
Mackerni	0	0.04031	0.04031
Pomfret	0	0.01405	0.01405
Sardine	0	0.39454	0.39454
Anchovy	0	0.74959	0.74959
Saury	0	0.76957	0.76957
Benthic invertebrates	0	0.1	0.1
Large zooplankton	0	0	0
Small zooplankton	0	0	0
Phytoplankton	0	0	0
Detritus	0	0	0
Total	0.00263	3.16083	3.16346

のとき，いくつかの魚類の相対バイオマスは振動を示した。鯨類は数十パーセント減少したが，餌の不足のためであろうと考えられる。しかし，鯨類に対する致命的な効果というほどではなかった。

次に，時系列データにフィットすることによってバルネラビリティー・パラメータを推定した結果について述べる。単純さのために，ここでは全体で1つのバルネラビリティー・パラメータだけを推定した。すなわち，バルネラビリティー・パラメータはどの種も一定で同じであると仮定した。時系列データから推定されたバルネラビリティー・パラメータはおよそ0.59であった。また，補助情報として進化的に安定な戦略(ESS)のもとでのバルネラビリティー・パラメータの推定も行ったが，ESSのもとでのバルネラビリティー・パラメータは0.49であった（バルネラビリティー・パラメータはすべての生物種に対して計算されるが，この数字はエコシムの中で計算される“Overall”バルネラビリティー・パラメータである（Christensen *et al.*, 2000））。これらの結果は，西部北太平洋のバルネラビリティー・パラメータは0.3よりも0.6の方に近い可能性を示唆した。ただし，時系列データへのフィットの視覚的な判定は，マイワシの時系列データの変動をうまく説明できないことを示唆した。マイワシの時系列データは3種のうちで最も大きな変化を示すものだっ

Table 15. Ecopath estimates. *TL* is trophic level, *B* is biomass, *PB* is production/biomass, *QB* is consumption/biomass, and *EE* is ecotrophic efficiency. Italics represents estimates obtained by solving simultaneous linear equations.

Group name	*TL*	*B*	*PB*	*QB*	*EE*
Minke whale	4.0	0.035	0.02	6.44	***0.72***
Bryde's whale	3.7	0.002	0.02	5.44	***0.00***
Other baleen whale	3.3	0.000	0.02	4.69	***0.00***
Sperm whale	4.3	0.024	0.02	4.59	***0.00***
Baird's beaked whale	4.2	0.040	0.02	5.79	***0.62***
Dali's porpoise	4.2	0.017	0.06	14.39	***0.63***
Short-finned pilot whale	4.3	0.036	0.06	8.40	***0.23***
Other toothed whale	4.2	0.100	0.06	11.66	***0.67***
Northern fur seal	4.4	0.001	0.06	18.74	***0.69***
Sea birds	4.2	0.003	0.80	34.38	***0.91***
Albacore	3.7	0.004	0.54	2.50	***0.56***
Swordfish	4.5	0.000	0.60	6.40	***0.50***
Skipjack tuna	4.0	0.025	1.18	32.57	***0.17***
Blue Shark	4.5	0.059	0.48	1.50	***0.63***
Pollock	3.1	1.339	0.50	2.64	***0.63***
Lanternflsh	3.1	5.200	0.90	25.28	***0.23***
Common squid	3.6	0.109	3.20	10.67	***0.96***
Flying squid	4.0	0.073	3.20	10.67	***0.36***
Deep sea squid	3.4	***0.457***	1.60	5.33	0.95
Micronectonic squid	3.1	2.042	3.20	10.67	***0.21***
Mackerni	3.3	0.134	***2.79***	9.30	***0.99***
Pomfret	4.4	0.047	***1.80***	6.00	***0.92***
Sardine	3.0	0.986	1.04	22.00	***0.99***
Anchovy	3.0	0.666	2.15	23.00	***0.58***
Saury	3.0	1.710	1.05	5.00	***0.99***
Benthic invertebrates	2.0	***0.619***	1.48	7.69	0.95
Large zooplankton	2.1	50.000	5.00	22.00	***0.43***
Small zooplankton	2.0	55.000	6.00	22.00	***0.36***
Phytoplankton	1.0	33.083	97.48	-	***0.61***
Detritus	1.0	165.415	-	-	***0.12***

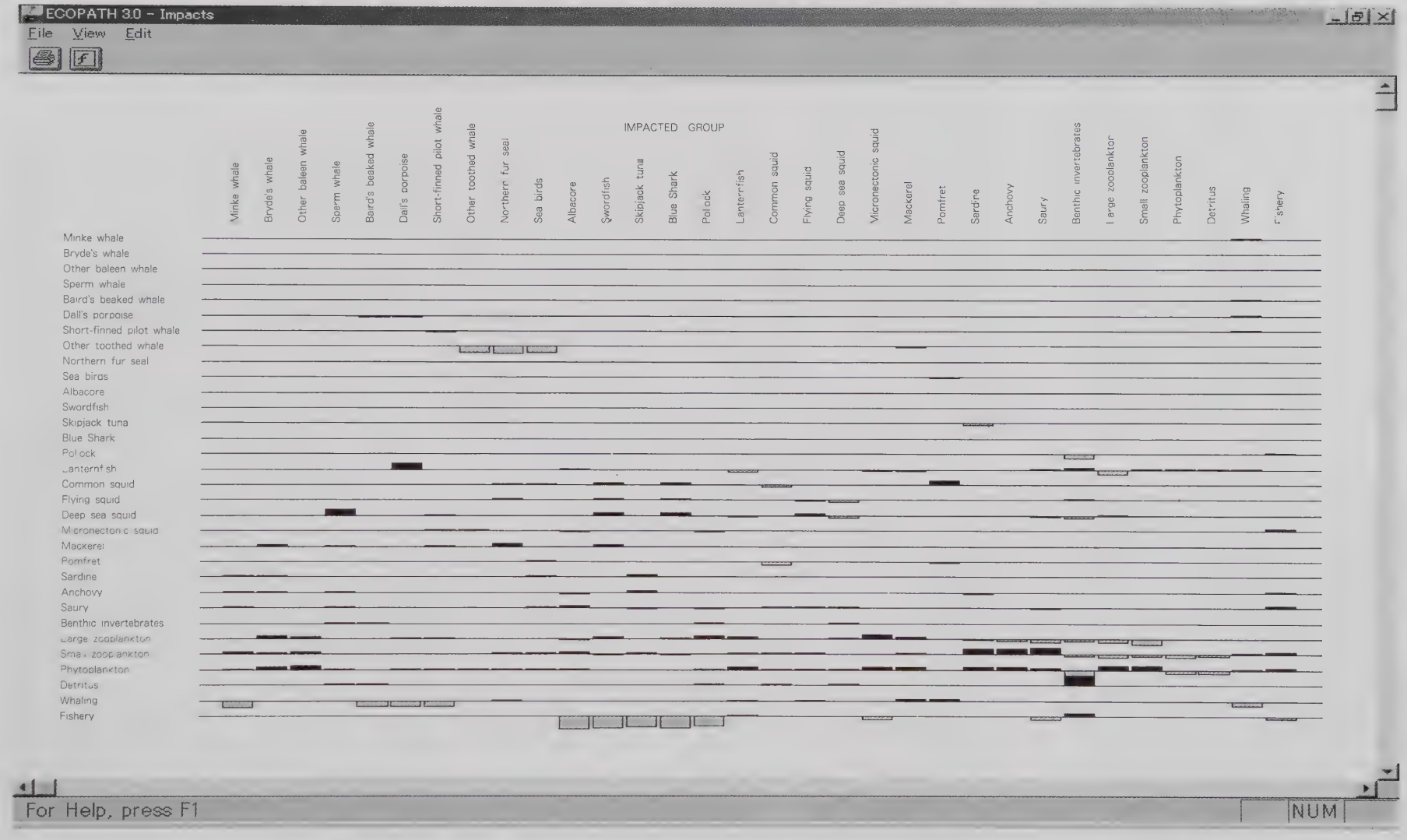


Fig. 13. The result of mixed trophic impacts (MTIs) for the western North Pacific Ecopath model. MTIs shows the combined direct and indirect trophic impacts that an infinitesimal increase of any of the groups on the left is predicted to have on the groups in the columns.

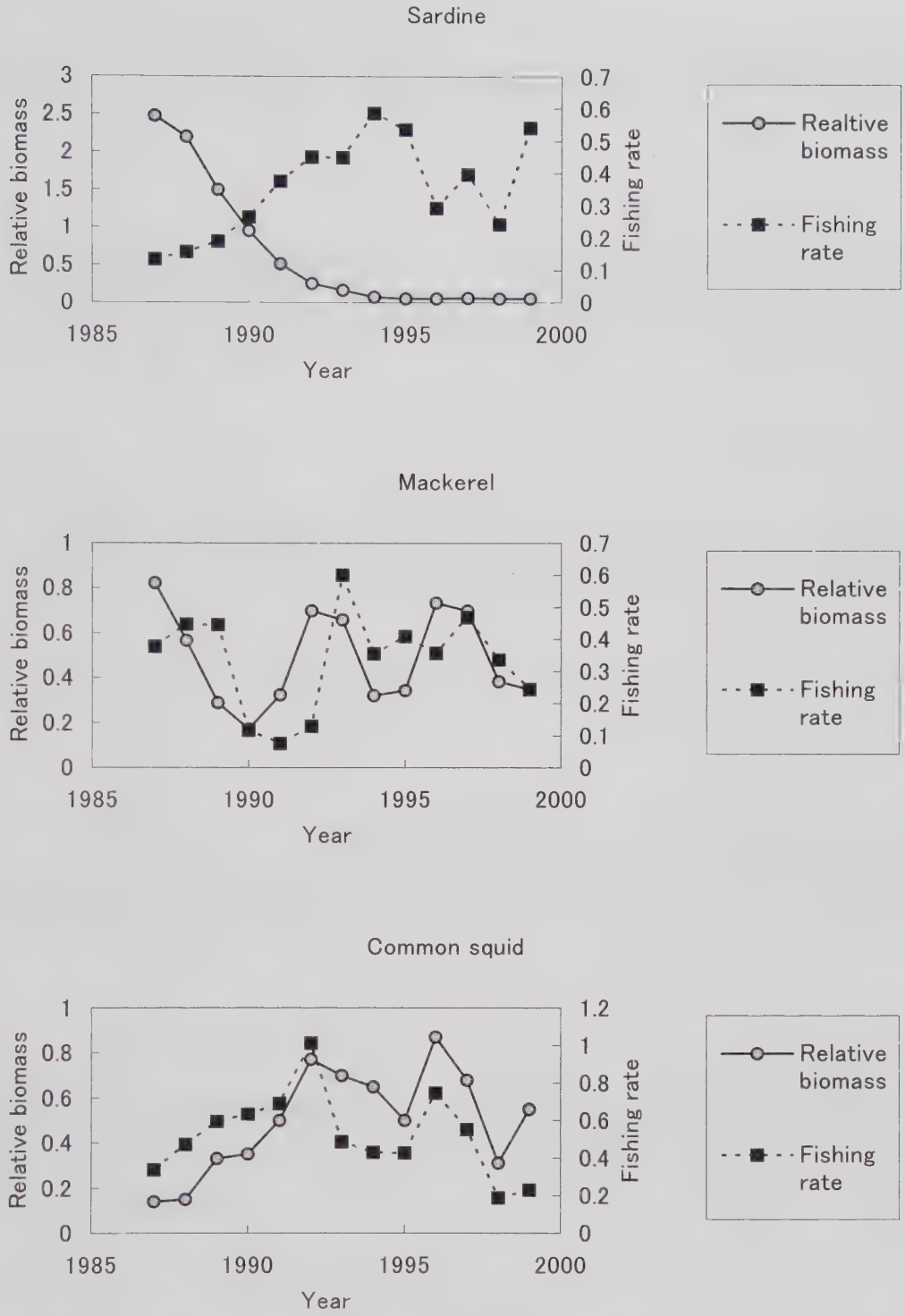


Fig. 14. The employed time series data. Circle plots show relative biomass referred to left-side axis and square plots show fishing rate referred to right-side axis. Top graph is for sardine, middle for mackerel, and bottom for common squid.

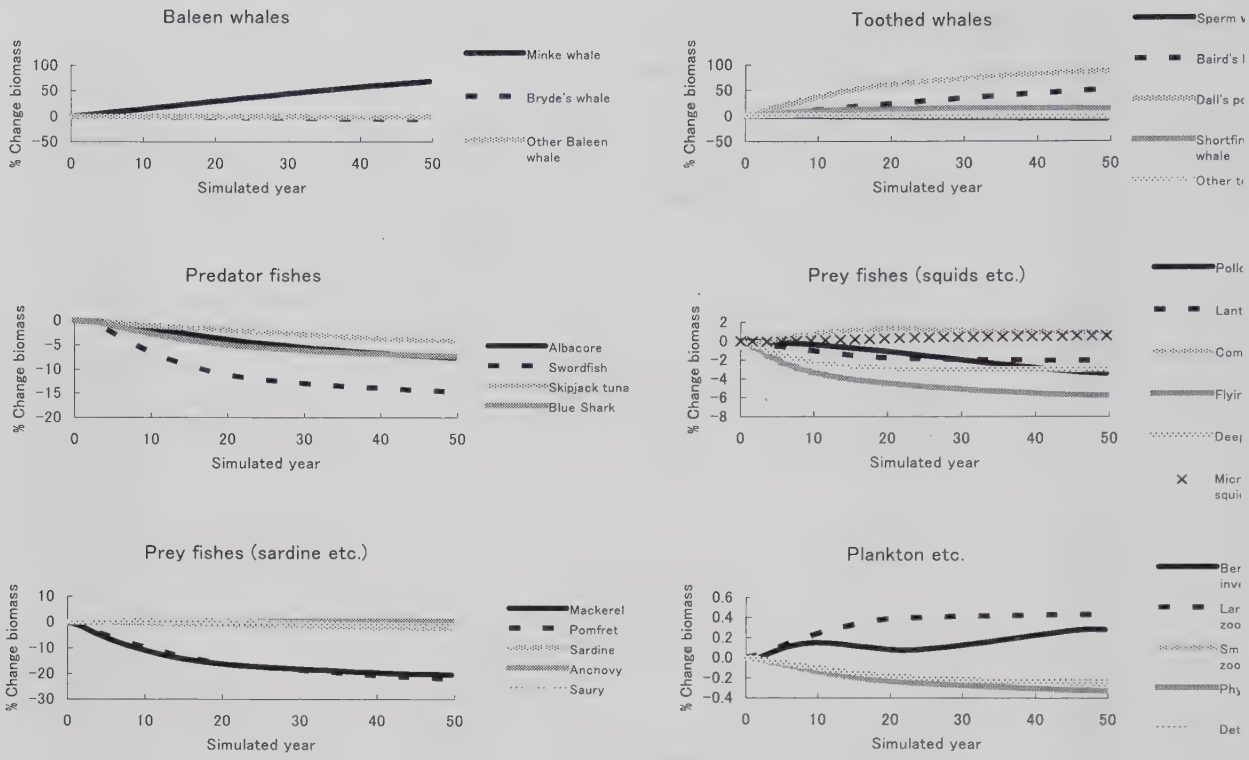


Fig. 15. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass without catches for whales during future 50 years (v=0.3).

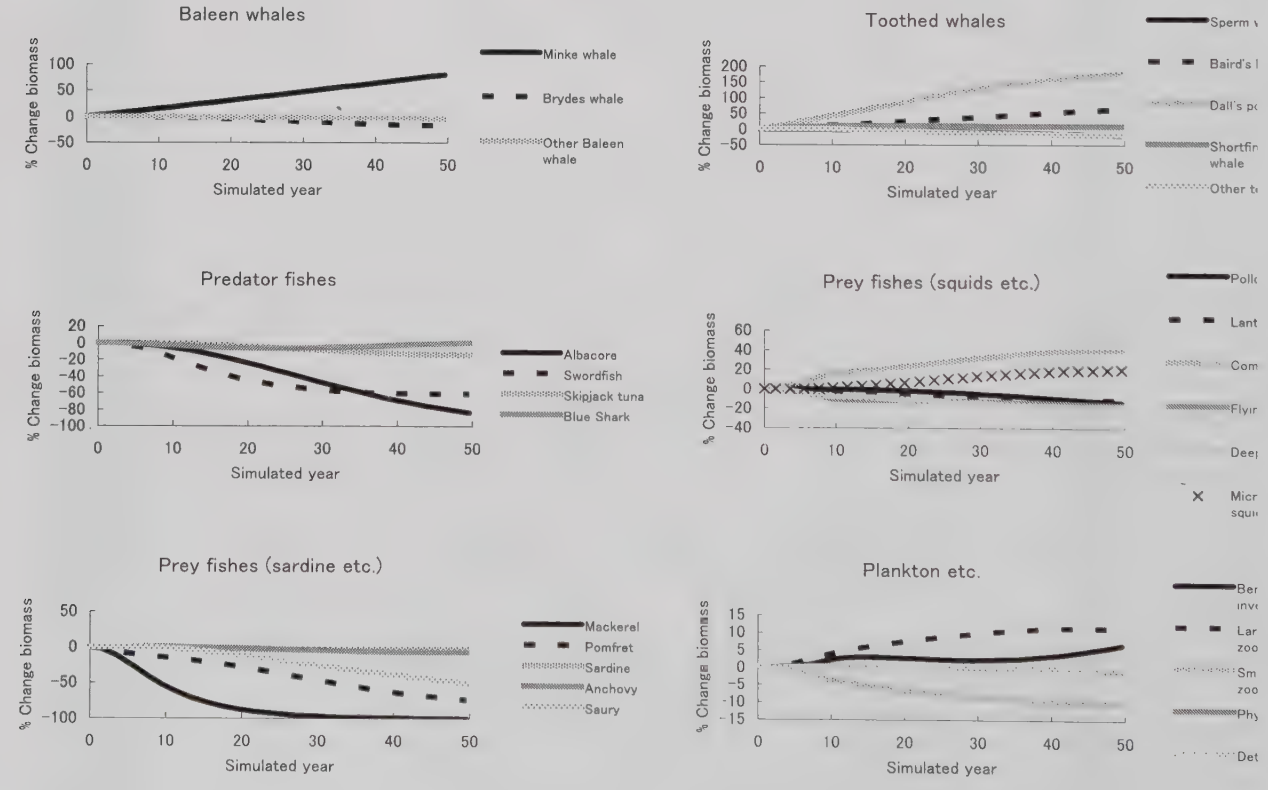


Fig. 16. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass without catches for whales during future 50 years (v=0.6).

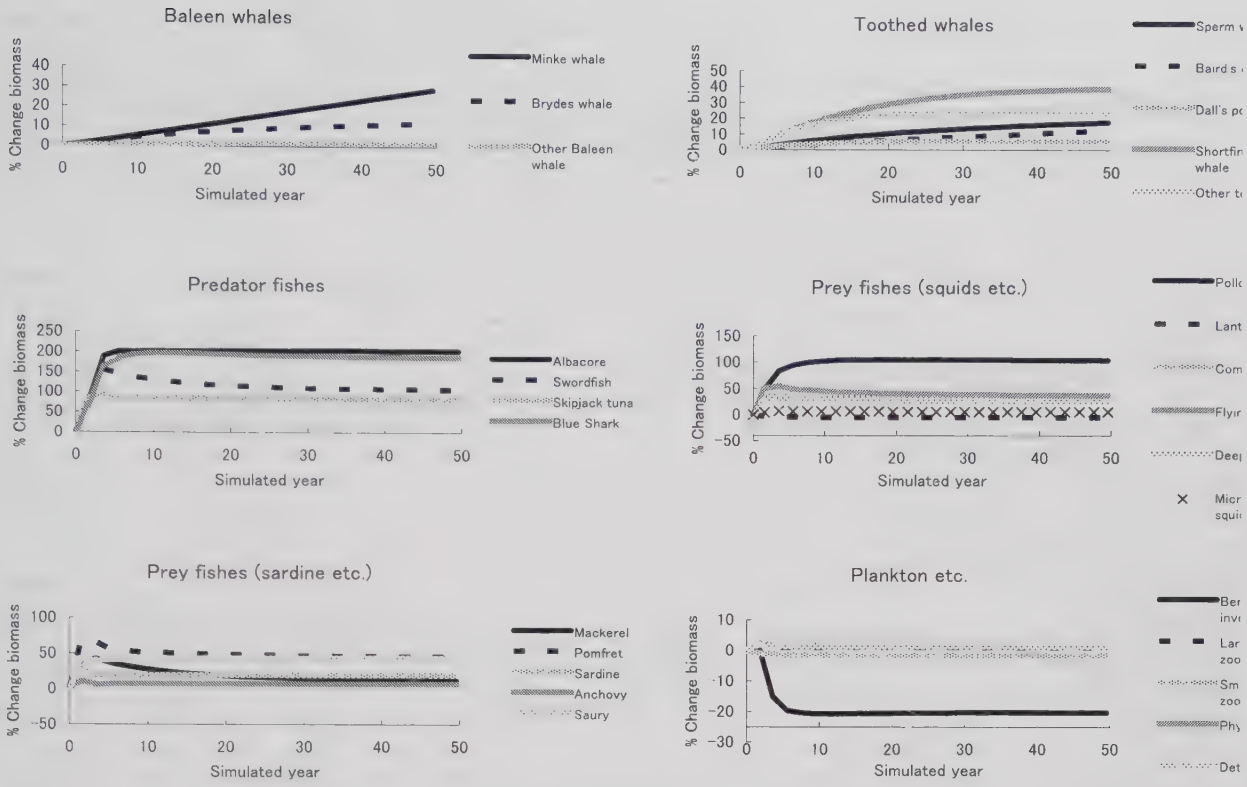


Fig. 17. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass without any fisheries except whaling during future 50 years (v = 0.3).

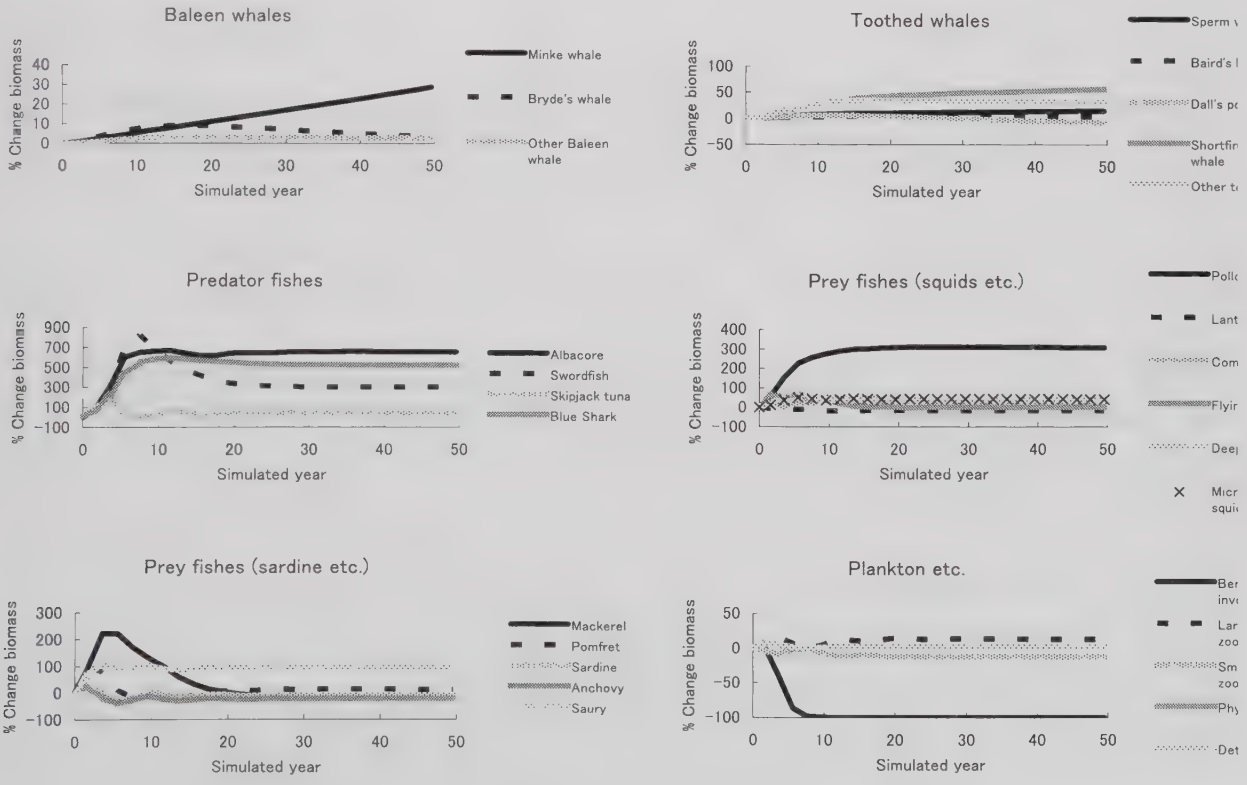


Fig. 18. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass without any fisheries except whaling during future 50 years (v=0.6).

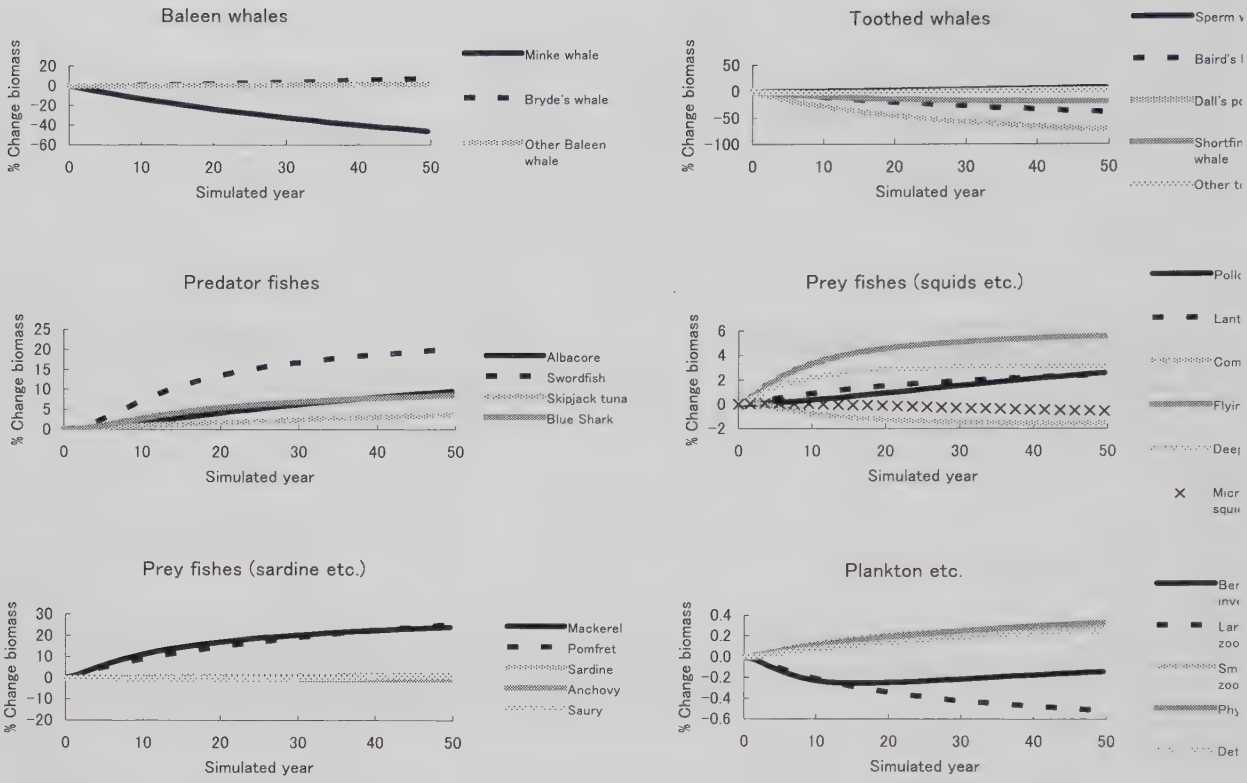


Fig. 19. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass with double fishing rate for whales during future 50 years (v=0.3).

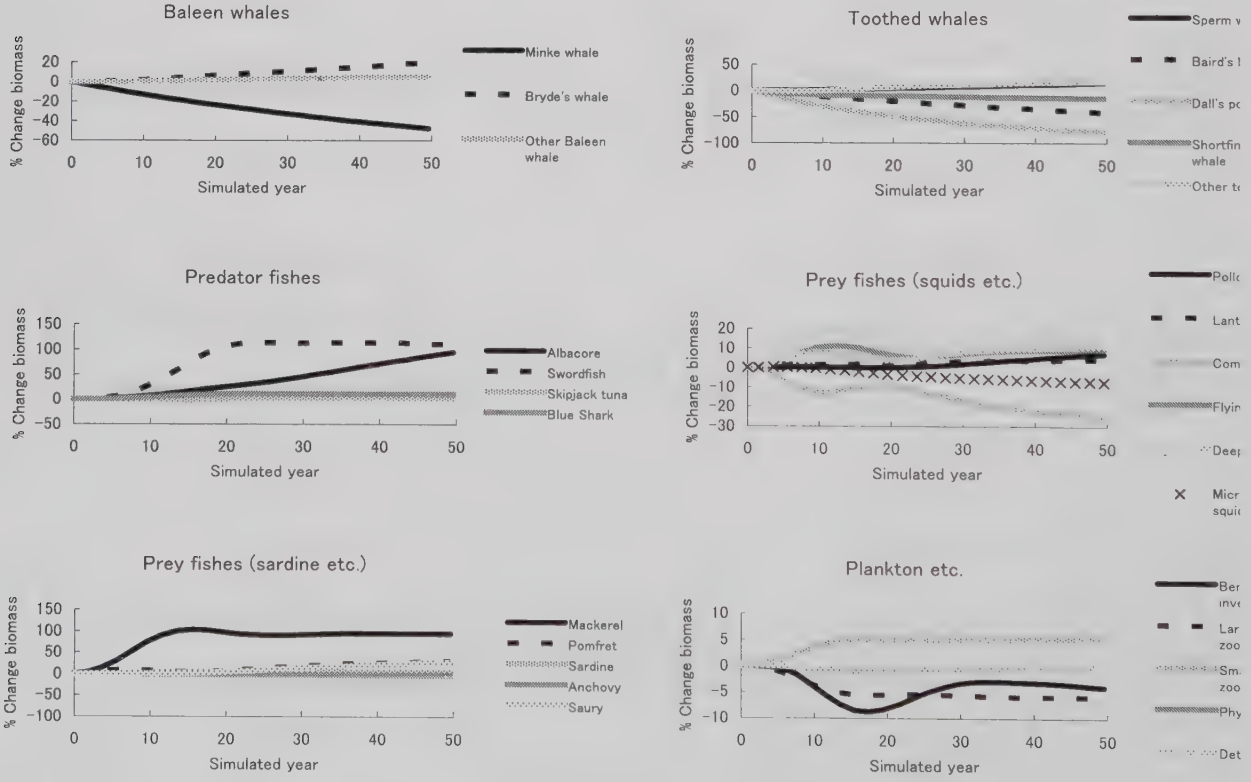


Fig. 20. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass with double fishing rate for whales during future 50 years (v=0.6).

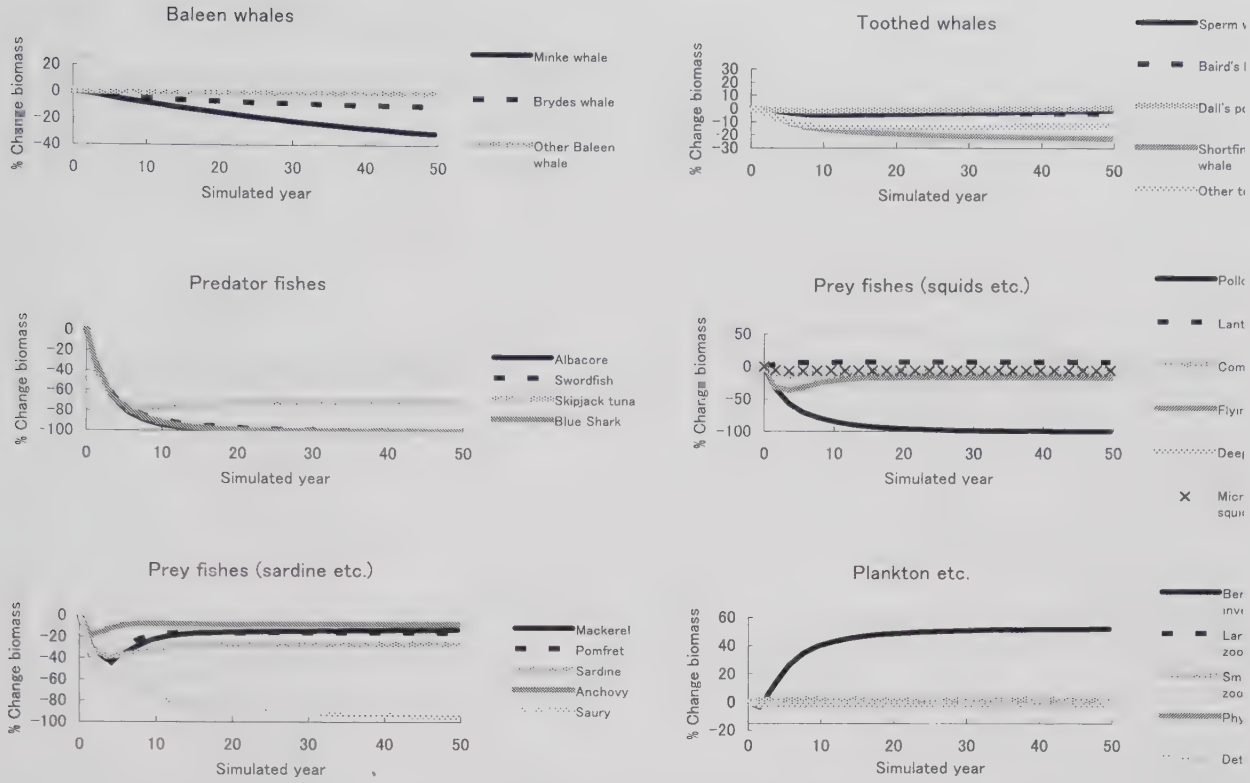


Fig. 21. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass with double fishing rate for fishes during future 50 years (v=0.3).

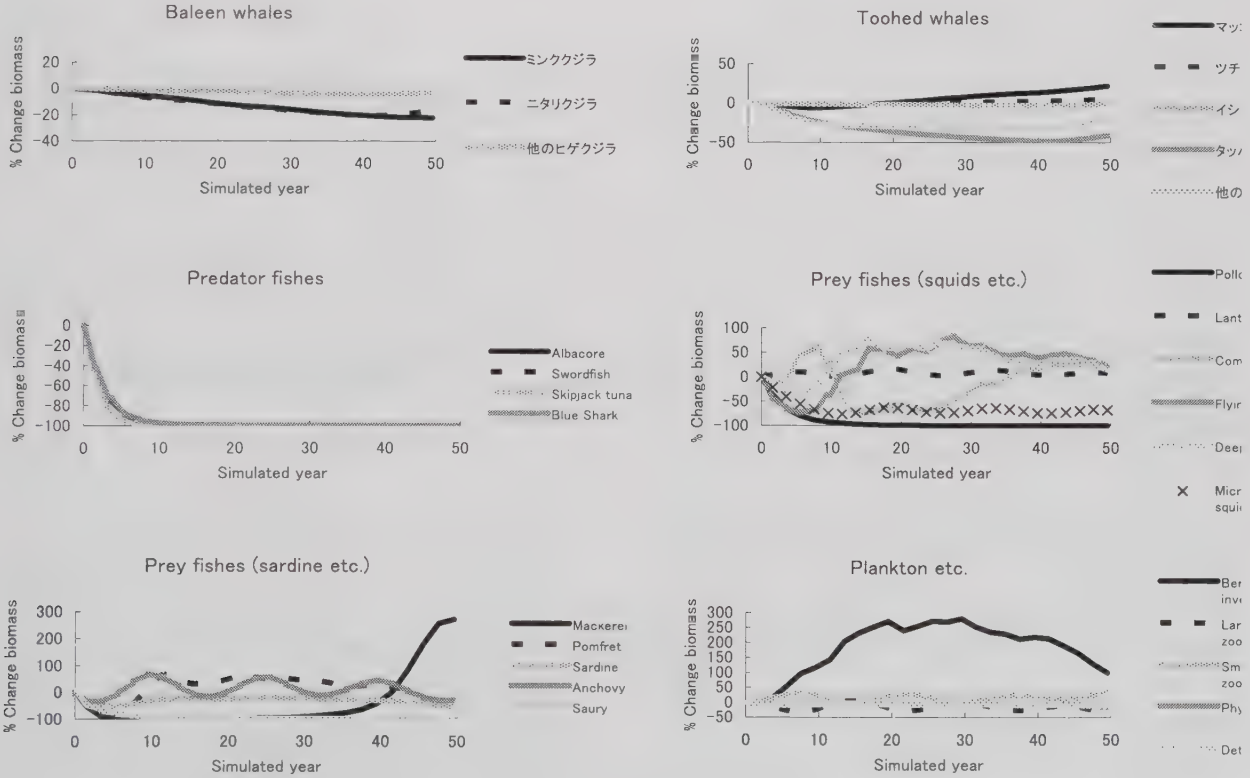


Fig. 22. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass with double fishing rate for fishes during future 50 years (v=0.6).

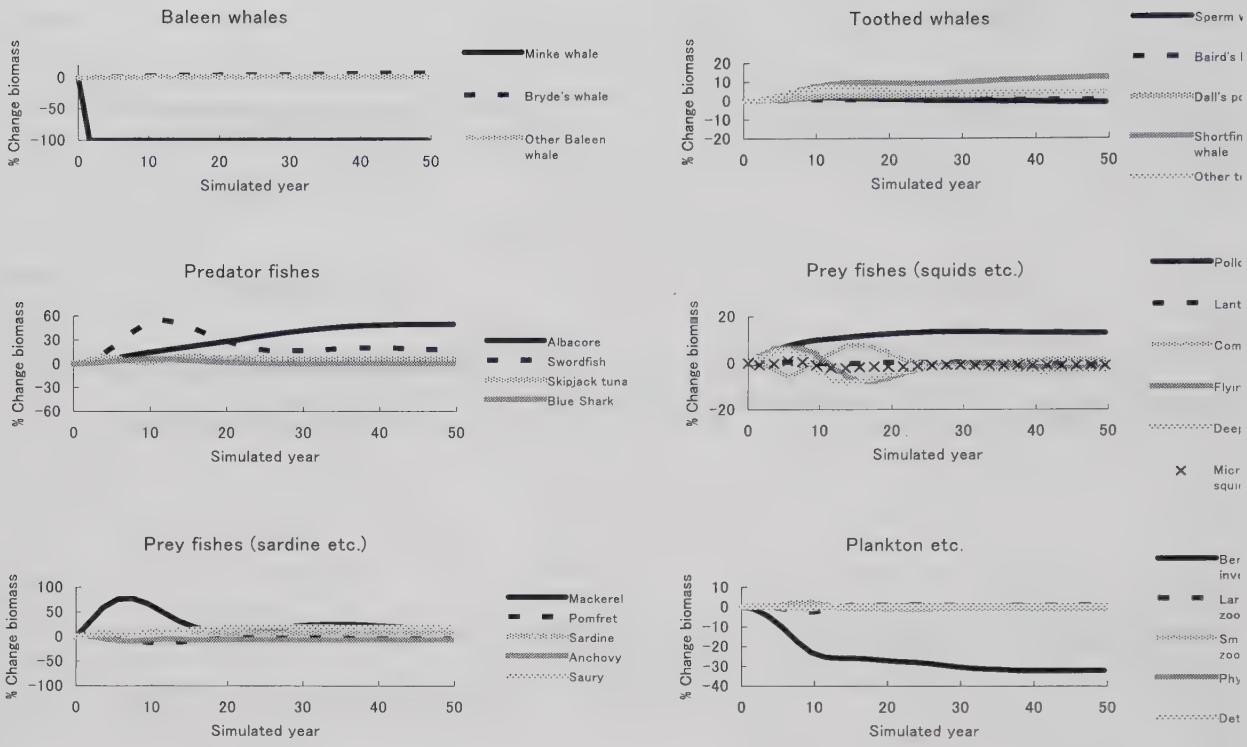


Fig. 23. TThe result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass without minke whale using high fishing rate (F=10) during future 50 years (v=0.6).

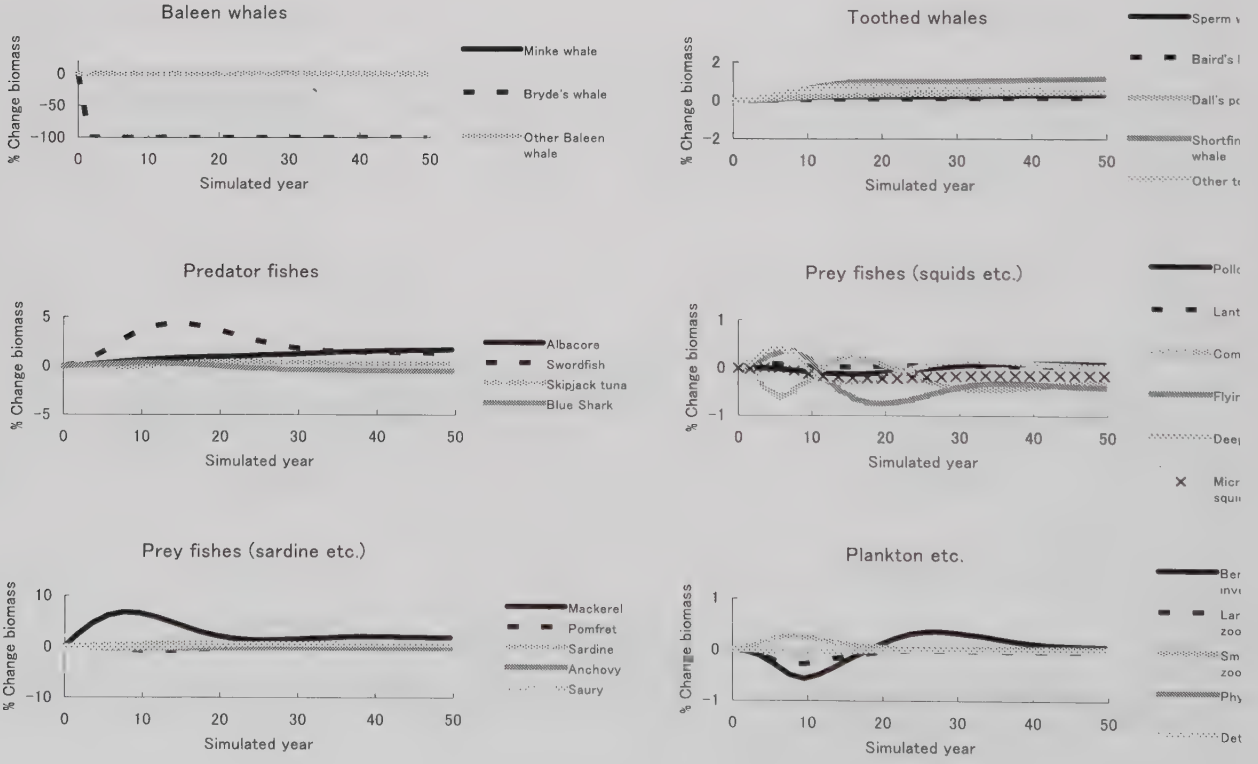


Fig. 24. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass without Bryde's whale using high fishing rate (F = 10) during future 50 years (v=0.6).

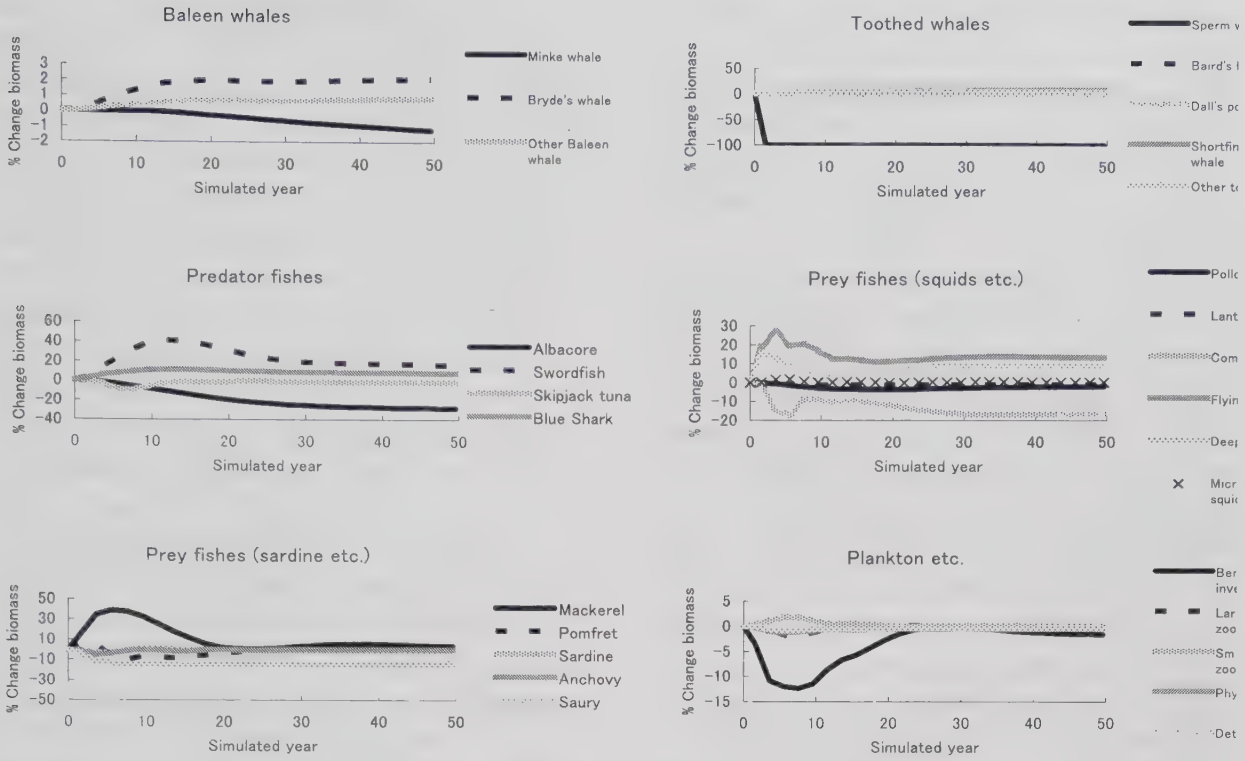


Fig. 25. The result of Ecosim dynamic simulation. The change of relative biomass without sperm whale using high fishing rate (F=10) during future 50 years (v=0.6).

た（Fig. 14）。

最後に，ミンククジラ，ニタリクジラ，マッコウクジラを順に生態系から取り除いて，各種が生態系に与える影響を別々に調べた（Fig. 23, 24, 25）。ミンククジラの除去は魚類の大きな変動をもたらした（Fig. 23）。このことは，ミンククジラがFig. 16, 20の変動にかなり大きな貢献をなしたことを示唆している。ニタリクジラの除去はわずかな影響しか示さなかった（Fig. 24）。マッコウクジラ除去の効果の大きさはミンククジラのものとよく似ていた（Fig. 25）。

5−3 まとめ

エコパス・エコシムは，これまで水産資源学で用いられてきた生態系モデルと異なって，ずっと複雑で広範な食物連鎖を扱えること，たくさんの生物種を取り込めること，各々の構成種に過度に多くのパラメータを必要としないこと，などの特徴を持っている。この研究では，パラメータを選ぶ際，できるだけ最近年のもので合理的な値を用いるよう心掛けたが，その不確実性を十分に考えることはできなかった。そのこともあって，鯨類のパラメータは幾分保守的なものを用いている。例えば，個体数推定の際，第3章で考えた$g(0)$は大部分の鯨種に対して1に仮定されているし，PBは大型鯨類には0.02，小型鯨類には0.06という比較的保守的な設定をおいた。消費量計算にはTrites *et al.* (1997) で用いられた公式（Appendix 5）を用いたが，これは一般的に保守的な値を与えるものである。また，主にミンククジラの影響を中心に考えたため，いくつかの鯨種については不十分な取り扱いの結果となった。例えば，イシイルカは冬に捕獲されるが，個体数推定値は5月から9月にかけてのものを用いた。夏季にはイシイルカの大部分はオホーツク海におり，冬の捕獲は南下してきた資源を捕獲した結果であると考えられるので，シミュレーション結果で見られたイシイルカ資源の大きな変動はこうしたデータの矛盾を含んだものであることが考えられる。いくつかの種は同様に捕獲と個体数推定値の間に時間的なずれを持っていた。このような問題の解決のためには，回遊の効果を考慮したり，生息域全体をモデル化したりする努力が必要であろう。回遊の考慮と生態系全体でのモデリングのために，エコシムを空間的に拡張したエコスペース（Ecospace）の利用が役に立つかもしれない（Walters *et al.*, 1999）。

MTIの結果（Fig. 13）はTrites *et al.*（1999a）のものによく似ていて，鯨類のバイオマスの変化は，他の種のバイオマスの変化にほとんどあるいは全く影響を与えなかった。しかし，これは短期の影響であることに注意しなければならない。エコシムにおけるバルネラビリティー・パラメータの推定結果は比較的高い値を示唆した。そして高いバルネラビリティー・パラメータの時には，鯨類の捕食と漁業の間に競合関係がある可能性が示唆された事実から，西部北太平洋において鯨類と漁業の間の競合関係の存在は否定できなかった。これは，西部北太平洋での捕鯨や漁業の生態系への影響は，Trites *et al.*（1999a）のベーリング海東部の結果と比較して相対的に大きなものである可能性を示唆する。このことは，北太平洋で観察された十数年周期の小型浮魚の魚種交替現象（Matsuda *et al.*, 1991, 1992）に対して，高いバルネラビリティー・パラメータから帰された捕食・被食の影響の貢献が無視できない大きさの影響を与えていた可能性を示唆しているのかもしれない。このような考えから，現時点で，鯨類と漁業の競合関係を否定することはできない。しかし，バルネラビリティー・パラメータを全体で1つだけ推定したこと，使用した時系列データの精度や最小化した目的関数の重みなどの考慮を行わなかったこと，エコパスで用いたパラメータの不確実性を十分考慮していないことなどから，この問題の結論に達するためには，さらなる解析と調査が必要である。マイワシの相対バイオマスに対する適合度は悪く，エコシムはマイワシ資源の変動を説明することはできなかった。北太平洋の浮魚資源の魚種交替現象には環境変動が大きな役割をはたしていることがしばしば指摘されている。将来，環境変動をモデルの中に取り込むことがきわめて重要となるであろう。環境変動をモデルの中に取り込まないまま，環境変動の影響を強く受ける魚種の時系列データを用いてバルネラビリティー・パラメータを推定することは誤った答えを導く危険があると考えられる。環境要因の取り込みとあわせて，Appendix 4に述べたように，バルネラビリティー・パラメータは個体数推定値とその変動，嗜好性に密接に関係しているので，第3章の方法を用いたより正確な個体数推定値とそのトレンド，第4章の嗜好性の分析結果を取り込むことにより，バルネラビリティー・パラメータのより正確な推定が可能になることが期待される。

バルネラビリティー・パラメータを0.6と高めに設定して，ミンククジラ，ニタリクジラ，マッコウクジラを取り除いたとき，ミンククジラとマッコウクジラの除去は生態系に大きな影響を与えたが，ニタリクジラの除去はほとんど影響を持たなかった。鯨類の摂餌組成は，北太平洋漁業機構報告書14（Hunt *et al.*, 2000）に基づいている。その報告書の中でミンククジラの食性はFujise *et al.*（1996）の北太平洋鯨類捕獲調査結果が引用されているが，ニタリクジラの食性はPauly *et al.*（1998）をもとにしている。Pauly *et al.*（1998）の食性データは全海洋の情報に基づいているので，ニタリクジラの食性における動物プランクトンの比率は非常に高いものになっている。しかし，西部北太平洋ではおそらくニタリクジラはかなりの量の魚類を餌にしていると考えられている。ここで考えたニタリクジラはミンククジラに比して沖合性のクジラであるので，食性の問題とあわせて考えると，影響の希薄化があった可能性がある。鯨類の個体数推定値は先にも述べたように，$g(0)=1$を仮定した幾分か保守的なものであるので，第3章の方法を用いて得られた推定値を使うと結果が変わる可能性も否定できない。また，分布や回遊の影響も考えて，より広範囲の検討が必要となるであろう。その際には，第2章で考えた方法が役立つと考えられる。

エコシムの捕食－被食関係ではバルネラビリティーの概念が中心的な役割を果たしているが，数理生態学では寺本（1990, 1997），松田（1991）にあるように捕食のスイッチングが研究されてきた。捕食のスイッチングとは，捕食者がより高い確率で獲得できる餌に選択を切り換えることである。エコシムの解析結果では，バルネラビリティー・パラメータが大きいときサバが激しく減少しほとんど絶滅してしまうように見えるが，これは捕食のスイッチングの効果がエコシムでは考えられていないことがひとつの原因であるかもしれない。実際には，それがいくら好みの餌であっても，餌が少なくなって捕獲効率が悪くなったら，他の餌で間に合わせることになるであろう。特に，ミンククジラは雑食性で日和見的な食性を持ち，そのとき密度が高い餌が胃内容物に出現するということが知られている（Kasamatsu and Tanaka, 1992; 笠松，2000）。三陸沖でミンククジラの捕食の影響が大きいことを考えると，種間関係の正確な予測のためには，捕食のスイッチング効果をモデルの中に取り入れることが重要であろう。捕食のスイッチングは餌の競争関係の緩和に寄与し，生態系の安定化をもたらすことが知られている（寺本，1997）。将来，生態系モデルを利用した漁業管理を行うためには，捕食の飽和やスイッチング効果を考慮したより現実にあったモデルの構築が必要となるであろう。

本稿で見たように，北太平洋には多くの種が存在し，生態系モデルは複雑なものとなる。鯨類の捕食と餌資源の問題を考える際，南氷洋のような比較的単純な生

態系においてモデルを構築することからはじめるのが良いかもしれない。南極海における生態系モデルを用いた研究は既に行われてきているが（Mori and Butterworth, 2003），将来北西太平洋と南氷洋の比較を通して，生態系の観点に基づく様々な知見が得られることが期待される。

本稿の生態系モデルは三陸沖の鯨類等高次捕食者を含むわが国ではじめて構築されたエコパス・モデルであり，今後さらに修正・改良がなされていくべきものである。ここでは鯨類の捕食と魚類の競合関係の有無を探るのが目的であり，上でも述べたように，本稿で与えられたいくつかの結果は具体的な魚種の運命を示す正確な予測にはなっていない。Trites *et al.*（1999b）が指摘したように，現時点でエコパスやエコシムを資源管理の目的で用いるのはまだ早計であろう。現行では，科学的事実の探索を目的とするひとつの道具として用いるべきである。鯨類と漁業の競合の存在を否定することはできなかったが，不確実性の幅広い調査を含むより詳細な検討が必要である。鯨類等海産哺乳類の各パラメータの不確実性の推定には，第2章から第4章で与えた個々の評価手法が役に立つ。餌種の不偏推定値や不確実性の影響も十分に考慮されなければならないが，分布や回遊の推定には第2章の基本的な考え方を用いることができるし，トロール調査や音響調査などによる個体数・生物量の推定でラインとランセクト法の考え方は役に立つ。さらに，嗜好性の分析法も魚類等に適用可能なものと考えられる。生態系モデル自身の開発はもちろん重要であるが，その基礎データとなる個々の資源評価の精度の向上も重要な課題である。また，得られたパラメータの不確実性を生態系モデルへどのように取り込むかが今後の課題のひとつであるが，コンピュータの計算能力の発達もあり，近い将来より柔軟性のある生態系モデルを開発することが可能となるであろう。

第6章　総合討論

第2章から第4章までの解析法の長所と不足点・問題点を考察し，第5章の生態系モデル適用結果をふまえて生態系モデルを用いた資源評価・管理の利点・欠点を議論する。さらに今後必要な統計モデル・生態系モデルの展望を述べる。

6−1　本論文で開発した統計モデルの利点と欠点

本研究の第2章から第4章ではそれぞれ，分布・系群構造の解明，個体数の把握，食性（嗜好性）の検討に焦点をあてた統計モデルの開発と適用結果の紹介を行った。方法は，基本的に最尤法に基づいている。最尤法は，柔軟なモデリングを可能にし，非常に広い範囲の生物データに適用可能である（平松，1992; Pawitan, 2001）。

第2章では，一般化線形モデル・一般化加法モデルの応用を見た。一般化線形モデルを用いれば，従来の線形回帰や分散分析を超えて，問題をより適切に扱うことが可能である。一般化線形モデルでは手にあまる複雑な問題を扱うとき，本稿で紹介した一般化加法モデルや一般化線形混合モデル（Kashiwagi and Yanagimoto, 1992; Pawitan, 2001）の利用はパラメータ節約的で柔軟な記述を可能にする。一般化線形混合モデルの利用は一般に複雑な計算を必要とし，市販の統計ソフトで行うのは困難になるという問題がある。

AICのような情報量規準の使用は，有意水準に基づく検定や多重比較のような手法の必要性を回避し，より客観的で解釈しやすい選択が行える（Johnson, 1999; Anderson *et al.*, 2000）。本稿では扱わなかったが，選択されたモデルの条件付けではなく，モデル選択に伴う不確実性を推定プロセスの中で扱う方法も開発されてきている（Buckland *et al.*, 1997; Burnham and Anderson, 1998）。モデル選択に伴う不確実性を考慮しなければ，精度の過小推定となる危険があるので，注意が必要である。

第3章では，目視調査データに基づく海産哺乳類の個体数推定の問題を取り上げた。不偏な個体数推定値は，動物の生態系内の地位を知る上で非常に重要なものとなる。ここでは，特に調査線上の発見確率$g(0)$の推定を伴う個体数評価手法を扱った。調査線上の発見確率の推定は1980年代に国際捕鯨委員会のミンククジラの個体数推定において広く取り上げられたのをはじめとして（Butterworth *et al.*, 1982; Kishino, 1986; Buckland, 1987; Kishino *et al.*, 1988），近年でもラインとランセクト法のひとつの主要なテーマとしてしばしば新しい手法の報告がなされている（白木原ら，2002）。本研究で紹介した方法は，潜水行動によって離散的な有効性のみを持つ動物に対する従来の独立観察者実験を組み合わせた個体数推定法（ハザード確率モデル）の利点を統合・拡張し，これまでのラインとランセクト法にのっとった調査のもとで得られる情報を最大限に生かしながら，$g(0)$の推定を込みにした個体数推定値を得ることを可能にした。すなわち，従来の$g(0)$推定法では発見したクジラの追跡などの調査デザインの変更や，潜水時間に関する外部データの必要性，情報の不完全な使用，近似尤度の使用などの問題点があったが，本研究の方法では，そのような問題点は改

良・修正され，柔軟で一般化した推定量を与えることに成功した。この方法を用いることにより，従来の目視調査において，独立観察者を設けること以外に調査の方法を大きく変更することなく，$g(0)$の推定を含む個体数推定が可能となる。それ故，原理上，過去の目視データからの個体数推定値との比較も可能となるであろう。

第3章の方法は，第2章の方法と組み合わせて，時空間的変動を考慮した個体群動態の解析に用いることが可能である。複数年にわたる個体数推定値は，鯨類の年による回遊・分布の違いによって，標本誤差で考えられるよりも大きな変動を示すことが知られている（Punt *et al.*, 1997; Skaug *et al.*, 2002）。そのようなモデルのプロセスに起因する誤差を扱うために，カルマン・フィルターのような状態空間モデルを用いる手法が有効に働くであろう（松原, 1992; Borchers *et al.*, 2002）。さらに，そのようにして構成された個体群動態モデルは，生態系モデルの構成種の基本的な動態モデルとして活用することが可能となる。

目視調査のひとつの問題点は，それが多くの時間・費用を必要とすることである。資源評価において，目視データと捕獲や他の調査からのデータをあわせて，同時に解析することができれば精度向上につながり，現在の精度のレベルを落とさずに目視の努力量を削減することが可能となる。原住民生存捕鯨によって捕獲されているホッキョククジラの資源評価で用いらているベイジアン・シンセシス法は，多くの情報を統合して資源評価を行う方法のひとつの例である（Raftery *et al.*, 1995）。

第4章では，食性の問題を取り上げた。餌の利用度は，捕食者の嗜好性と餌の有効度を掛け合わせて推定される。従って，仮に実験室内で餌の嗜好性が正確に把握され，さらに密度のような有効度が第2章，第3章の方法を用いて調査データから正確に知られるならば，致死的な方法を用いず動物の摂餌組成を知ることが可能である。致死的調査がそぐわない絶滅危惧種などの生態系での地位の把握の場合，実験室で嗜好性の情報を得る方法は極めて有効なものとなるであろう。第5章のエコパスの摂餌組成のパラメータが量データに基づいて与えられるように，捕食・被食の関係を知るためには定量的な情報が重要である。本稿では，定量的な食性の情報を扱う最初の試みとして，従来のブラッドリー・テリーモデルを修正して正規分布誤差に基づいたモデルを提示した。従来の二項分布に基づくブラッドリー・テリーモデルでは，勝ち・負けのような定性的なデータしか扱えず，対比較で必ず一方の餌が食べられた（全勝）データを扱えないなどの解析上の問題点があった。全勝データを扱わない場合，嗜好性に偏りが生じる危険性がある。正規分布で扱うことにより，定量データを用いることが可能であり，全勝データの取り扱いは容易になる。一方，正規誤差モデルの使用は比率データに正規誤差を仮定するような矛盾をもたらす。特に，小標本のデータしか集められない場合，大きな問題となる可能性がある。しかし，連続変数の分布では全勝データのような境界値の扱いは難しい。最尤法，ベイズ法，ブートストラップ法を効果的に使用することにより，より良いモデルを構成することが可能かもしれない。食性に関する部分が統計モデルとして矛盾なく組み立てられたとき，第2章，第3章のモデルと組み合わせることによって，生態系モデルの基礎をなすモデルの全容が形作られることとなる。さらに，それらの組み合わせは生態系モデル・エコシムの最も重要なパラメータであるバルネラビリティーと密接に関係しており，バルネラビリティー・パラメータの推定法の確立が将来の課題の一つである。第5章のまとめで述べたように，食性に関しては，捕食のスイッチング効果なども扱えるようモデルを改良することが必要になるであろう。また，実験を工夫して，動物の学習効果などを定量的に調べることも可能と考えられる。

近年の計算技術の発達もあって，いくつかの様相をひとつのモデルの中で統一的に扱う試みが既になされてきている（Borchers *et al.*, 2002）。モデルが複雑になるにつれて，計算時間の速いADモデルビルダー（Otter Research Ltd.）のような最適化ソフト（Quinn and Deriso, 1999）やマルコフ連鎖モンテカルロ法（繁桝, 1995; Meyer and Millar, 1999; 岸野, 1999; 丹後, 2000; Link *et al.*, 2002）などの使用が必要になってくるであろう。生態系モデルはある程度複雑なものにならざるを得ないので，効率の良いプログラムの作成は単一種評価・管理に比してより重要な問題である。

6−2 生態系モデルの重要性

第5章で生態系モデル・エコパスを用いた解析結果を与えた。エコパス・エコシムは広範な生態系の記述，扱いやすさなど従来の水産資源学で考えられてきた生態系モデルにはなかった特徴を持っている。白木原ら（2002）はその序文で，Borchers（1999）を引用して，$g(0)$推定を伴う個体数推定値を“標識再捕法とライントランセクト法の結婚“と述べている。この言い方を借りるならば，エコパス・エコシムは“数理生態学と水産資源学の生態系モデルの結婚“のような印象を受ける。互いの利点・欠点を合わせて，モデルはより洗

練されていくであろう。

鯨類の捕食による漁業への影響を定量的に評価するような問題において，生態系モデルが果たす役割は大きい。生態系モデルを考えるとき，多岐にわたるデータ，複雑なリンク関係，未知の部分の影響などにより，多くの不確実性が生じることが想像される。個々の種の不確実性を正確に捉えて，生態系モデルの中に反映させることが重要である。エコパスの中では，感度解析やベイズ解析などで幅広く不確実性を扱うことが可能となっている（Christensen *et al.*, 2000）。一方，エコシムでは，エコパスの釣り合いを基礎にしてシミュレーションを行うため，エコパスでバランスしないモデルは扱えない。それ故，感度解析等が自由に行えない制限がある。また，エコパス・モデルの基本計算では，連立方程式を解いて未知パラメータを推定しており，柔軟な形で不確実性の扱いを取り込むのを妨げるものとなっている。第2章から第4章で扱われたような統計モデルのもとで，個体群動態，捕食・被食関係が記述されるなら，ずっと自然な形で不確実性を取り扱うことが可能になるであろう。マルチスペックからさらに発展した生態系モデル・ボーミコン（Bormicon）やガジェット（Gadget）は，各モデルコンポーネントを尤度関数によって記述することが可能である（http://www.hafro.is/gadget）。しかし，これらのモデルは複雑で，バレンツ海周辺の生態系モデルのために開発されており，現時点で十分な柔軟性があるとは言いがたい。

生態系モデルに基づく複数種一括管理は従来の単一種管理を改善するものである（Ulltang, 1995）。マルチスペックやエコパス・エコシムの利点・欠点の統合と統計モデルの組み合わせは，より幅広く安全で効率的な資源管理手法をもたらすであろう。

6−3 将来の展望

生態系モデルによる資源評価・管理では，様々な情報を同時に扱う必要がある。不確実性の大きな水産資源の管理において，それぞれの種の平均値などを用いた決定論的アプローチでは，将来の予測を誤る可能性が大きい。しかし，不確実性の大きさを十分に考慮したとしても，あまりにも大きな不確実性のため将来予測のばらつきが大きすぎて，なんら有効な行動がとれないことが懸念される。生態系モデルによる評価・管理のための入力データとなる個々の種の資源評価を有効な情報を最大限に活かして，不偏で精度の良い推定を得ることがきわめて重要である。本稿で提示された統計モデルは，いくつかの点で従来のアプローチの改良を与えた。今後さらに改良を加えることにより，生態系モデルのインプットパラメータを与えるための標準的な手法と成り得るであろう。

不確実性を柔軟に扱うためベイズ法の利用なども積極的に取り入れられていくべきである。ベイズ法においては，現在の情報から得られた資源評価結果は将来に事前分布として利用され，将来のデータと組み合わすことにより結果の精度が逐次的に改良されていく。また，直接的なデータ以外の情報や知識も積極的に活用することが可能である。さらに，ベイズ法は意思決定と結びついていることから，生態系モデルを利用した複数種の一括管理においても有効な考え方のひとつとなるであろうと考えられる。

生態系モデルにおいては，基本的に生態系を構成するすべての生物の情報が必要とされる。しかし，一般に漁業対象種以外の生物の情報は少なく，生物種間で情報量の大きさに差が見られる。生態系評価・管理を意識して有用生物以外の生物の調査研究に力を入れることも重要であるが，データから直接推定されない隠れた構造を許すモデルの開発も有用になるであろう。自然保護，生態系保全，食糧危機など我々が抱える問題の上で，合理的な水産資源の評価・管理はますます重要なものとなってきている。不確実性を取り込み，有効なデータの持つ情報を最大限に生かした生態系モデルを構築することは21世紀のわれわれの大きな課題である。

摘　要

(1) 海産哺乳類による捕食の漁業への影響の定量化が求められている。そのためには，生態系モデルの利用が必要となる。生態系モデルは一般に複雑で大きな不確実性を被るので，より正確で精度の良い個体群評価手法が不可欠となる。本研究では，より精確な個体群の特性値を得るための数理統計的手法を検討した。

(2) 生物の生息域，回遊，系群の情報を得ることは個体群管理・生態系モデル構築の上で非常に重要なものとなる。回帰モデルの利用は，複雑な現象のモデル化に有効である。特に，近年計算機能力の発達とともに，使いやすい統計ソフトが普及してきた。統計ソフトの中の一般化線形モデルや一般化加法モデルを用いると，従来のものより柔軟なモデル化が可能になる。

(3) 北太平洋ミンククジラの密度分布に一般化加法モデルを適用することにより，密度の空間的な分布，季節的な変動を推定した。空間的な密度の変動から，複数系群の証拠は得られなかった。季節的な

密度の変動は，ミンククジラの回遊の様子をよく再現した。

(4) 個体群の大きさはきわめて重要な情報である。個体群の大きさを過小推定することは管理のためには安全なようではあるが，捕食者の過小推定は餌種へのインパクトを過小推定することになり，餌となる魚類の立場では危険である。調査デザイン，統計モデルを工夫することにより，より妥当な推定量を開発することが可能である。鯨類の個体数推定は調査線上の見落としを考慮しないと過小推定になることが知られていたが，従来の方法を拡張してより一般的な個体数推定モデルを開発した。

(5) シミュレーションにより，開発した個体数推定法は有効であることを確認した。南氷洋ミンククジラの目視調査データにモデルを適用し，方法が実データに適用可能であることを確かめた。

(6) 食性は生態系モデルの鍵となる情報である。実験室で嗜好性を知ることができれば，目視調査のような非致死的個体数推定法とあわせて，非致死的に自然界での摂餌組成を推定することが可能である。対比較におけるブラッドリー・テリーモデルでは，消費量の情報を直接扱えない，全勝データを扱えないなどの欠点により，検出力の低下，偏りの問題が想定されるので，連続変量のまま定量的なデータを扱う方法を構築した。

(7) 水族館で飼育しているキタオットセイの対比較実験による消費量データに開発したモデルを適用した。推定結果は，開発したモデルが従来のモデルより感度の良い嗜好性の推定をなしうることを示唆した。

(8) 生態系モデルの一例として，エコパス・エコシムを紹介した。エコパス・エコシムは生態系全体の生物種のモデルとなっていること，水産資源学で通常得られる情報を主に用いて作成可能であるといった特徴がある。

(9) 三陸沖エコパスを構築し，エコシム・シミュレーションによって，鯨類と漁業の競合関係の有無を調べた。あるパラメータの設定では，競合関係の存在が支持され，パラメータの精度の良い推定，不確実性の取り込みの重要性が確認された。重要なパラメータの推定には，本稿で開発した統計モデルが有効であると考えられる。

(10) 状態空間モデルやベイズ法を用いて，個々の個体群評価の際，より柔軟，適切に不確実性を扱うことが可能になるであろう。さらに，それらを組み合わせることにより，生態系モデルの中の複雑で広範な不確実性を適切に処理することが可能になることが期待される。

謝　辞

本研究をとりまとめるにあたり，終始ご指導を賜るとともに，本論文の御校閲を頂いた東京大学海洋研究所白木原國男教授に心から厚く御礼申し上げます。また，本論文の御校閲を頂いた同松田裕之助教授，同宮崎信之教授，同大学大学院岸野洋久教授，遠洋水産研究所鯨類生態研究室長加藤秀弘博士に深く感謝の意を表します。

さらに本研究を遂行するにあたり数々のご指導と有益なご助言を頂いた遠洋水産研究所数理解析研究室長平松一彦博士，鯨類管理研究室長宮下富夫氏，混穫生物研究室清田雅史氏，数理解析研究室竹内幸夫氏，数理解析研究室庄野　宏氏，外洋資源部長川原重幸氏，低緯度域海洋研究室岡崎　誠氏，中央水産研究所谷津明彦博士，東京水産大学北門利英氏，ケープタウン大学森　光代氏，日本鯨類研究所松岡耕二氏，袴田高志氏に厚く御礼申し上げます。

最後に，本研究をすすめるにあたっての家族の献身的な協力と理解に心から感謝いたします。

文　献

Akaike H., 1973: Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in "Internàtional Symposium on Information Theory, 2nd ed. "(ed. by Petran B. N. and Csaàki F.) , Akadèemiai Kiadi, Budapest, pp. 267-281.

Akaike H., 1974: A new look at the statistical model identification. *IEEE Transact. Automatic Control*, **AC-19**, 716-723.

Alpizar-jara R. and Pollock K. H., 1996: A combination line transect and capture-recapture sampling model for multiple observers in aerial surveys. *Environ. Ecol. Statist.*, **3**, 311-327.

Andersen K. P. and Ursin E., 1977: A multispecies extension of the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Medd Dan Fisk -Havunders NS*, **7**, 319-435.

Anderson D. R., Burnham K. P., and Thompson W. L., 2000: Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *J. Wildlife Manage.*, **64**(**4**), 912-923.

有元康司，河村章人，1998：中部北太平洋アカイカ釣り漁場における餌魚類特性，イカ類資源研究会議報（平成8年度），pp. 70-80.

Beamish R. J., Leask K. D., Ivanov O. A., Balanov A. A., Orlov A. M., and Sinclair B., 1999: The ecology, distribution, and abundance of mid-water fishes of the Subarctic Pacific gyres. *Prog. Oceanogr.,* **43**, 399-442.

Beryaev V. A. and Ivanov A. N., 1999: Dynamic processes in the fish community of the North-west Pacific, in "Ecosystem dynamics of the Kuroshio-Oyahsio Transition Region (Proc. Int. Mar. Sci. Symp., August 1998) "(ed. by Terazaki M. *et al.*), pp. 79-193.

Beavers S. C. and Ramsey F. L., 1998: Detectability analysis in transect surveys. *J. Wildlife Manage.,* **62**(**3**), 948-957.

Bogstad B., Hauge K. H., and Ulltang Ø., 1997: MULTSPEC - A multi-species model for fish and marine mammals in the Barents Sea. *J. North. Atl. Fish. Sci.,* **22**, 317-341.

Borchers D. L., 1999: Composite mark-recapture line transect surveys, in "Marine Mammal Survey and Assessment Methods "(ed. by Garner G. W. *et al.*), A. A. Balkema Publishers, Netherlands, pp. 115-126.

Borchers D. L., Zucchini W., and Fewster R. M., 1998a: Mark-recapture models for line transect surveys. *Biometrics,* **54**, 1207-1220.

Borchers D. L., Buckland S. T., Goedhart P. W., Clarke E. D., and Hedley S. L., 1998b: Horvitz-Thompson estimators for double-platform line transect surveys. *Biometrics,* **54**, 1221-1237.

Borchers D. L., Buckland S. T., and Zucchini W., 2002: Estimating animal abundance - closed populations -, Springer-Verlag, London, 314pp.

Bozdogan H., 1987: Model selection and Akaike's information criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika,* **52**(**3**), 345-370.

Bradley R. A., 1953: Some statistical methods in taste testing and quality evaluation. Biometrics, 9, 22-38.

Bradley R. A., 1954: Incomplete blockrankanalysis: on the appropriateness of the model for a method of paired comparisons. *Biometrics,* **10**, 375-390.

Bradley R. A., 1955: Rankanalysis of incomplete blockdesigns Ⅲ. Some large-sample results on estimation and power for a method of paired comparisons. *Biometrika,* **42**, 450-470.

Bradley R. A., 1976: Science, statistics, and paired comparisons. *Biometrics,* **32**, 213-232.

Bradley R. A. and Terry M. E., 1952: The rank-analysis of incomplete blockdesigns I . The method of paired comparisons. *Biometrika,* **39**, 324-335.

Branch T. A. and Butterworth D. S., 2001: Southern Hemisphere minke whales: standardized abundance estimates from the 1978/79 to 1997/98 IDCR-SOWER surveys. *J. Cetacean Res. Manage.,* **3**(**2**), 143-174.

Bravington M., 2002: Spatial analyses of southern hemisphere minke whale data, allowing for size bias and sightability. Paper SC/54/IA21, presented to the IWC Scientific Committee, April, Shimonoseki (unpublished), 18pp.

Buckland S. T., 1985: Perpendicular distance models for line transect sampling. *Biometrics,* **41**, 177-195.

Buckland S. T., 1986: Estimating minke whale density - a suggested procedure. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **36**, 469-470.

Buckland S. T., 1987: Estimation of minke whale numbers from the 1984/85 IWC/IDCR Antarctic sightings data. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **37**, 263-268.

Buckland S. T. and Anganuzzi A. A., 1988: Comparison of smearing methods in the Analysis of minke sightings data from IWC/IDCR Antarctic cruises. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **38**, 257-263.

Buckland S. T. and Turnock B. J., 1992: A robust line transect method. *Biometrics,* **48**, 901-909.

Buckland S. T., Anderson D. R., Burnham K. P., and Laake J. L., 1993: Distance Sampling: estimating abundance of biological populations, Chapman and Hall, London, 446pp.

Buckland S. T., Burnham K. P., and Augustin N. H., 1997: Model selection: an integral part of inference. *Biometrics,* **53**, 603-618.

Burnham K. P., Anderson D. R. and Laake J. L., 1980: Estimation of density from line transect

sampling of biological populations. *Wildlife Monograph,* **72**, 1-202.

Burnham K. P. and Anderson D. R., 1998: Model selection and inference: A practical information-theoretic approach, Springer-Verlag, New York, 353pp.

Butterworth D. S., 1982a: On the functional form used for g(y) for minke whale sightings, and bias in its estimation due to measurement inaccuracies. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **32**, 883-888.

Butterworth D. S., 1982b: A possible basis for choosing a functional form for the distribution of sightings with right angle distance: some preliminary ideas. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **32**, 555-558.

Butterworth D. S., 1986: A note on the analysis of the 1980/1981 variable speed experiment. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **36**, 485-489.

Butterworth D. S., Best P. B., and Basson M., 1982: Results of analysis of sighting experiments carried out during the 1980/81 Southern Hemisphere minke whale assessment cruise. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **32**, 819-834.

Chambers J. M. and Hastie T. J., (eds.) 1991: Statistical models in S, Chapman and Hall, New York, 500pp.

Christensen V, Walters C. J., and Pauly D., 2000: Ecopath with Ecosim: a User's Guide, October 2000 Edition, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia, 130pp.

張 成年, 2003：まぐろ・かじき類の系群判別. 資源管理談話会報, **31**, 29-38.

Colgan P. W. and Smith J. T., 1985: Experimental analysis of food preference transitivity in fish. *Biometrics*, **41**, 227-236.

Cooke J. G., 1985: Notes on the estimation of whale density from line transects. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **35**, 319-23.

Cooke J. G., 1987: Estimation of the population of minke whales in Antarctic area IVW in 1984/85. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **37**, 273-276.

Cooke J. G., 1992: Investigation of surfacing-based methods for the estimation of $g(0)$and effective strip w_i dths for shipborne surveys of minke whales. Paper SC/44/NAB17 presented to the IWC Scientific Committee, June, Glasgow (unpublished), 14pp.

Cooke J. G., 1994: A re-analysis of experimental data to estimate $g(0)$for shipboard surveys of minke whales in the North Atlantic. Paper SC/46/NA8 presented to the IWC Scientific Committee, May, Puerto Vallarta (unpublished), 20pp.

Cooke J. G., 1997: An implementation of a surfacing-based approach to abundance estimation of minke whales from shipborne surveys. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **47**, 513-528.

Cooke J. G. and Leaper R., 1998: A general modelling frameworkfor the estimation of whale abundance from line transect surveys. Paper SC/50/RMP21 presented to the IWC Scientific Committee, April, Muscat (unpublished), 16pp.

Cooke J. G., 2001: A modification of the radial distance method for dual-platform linetransect analysis, to improve robustness. Paper SC/53/IA31 presented to the IWC Scientific Committee, July, Hammersmith (unpublished), 7pp.

Cooke J. G., 2002: Progress report on analysis of IDCR/SOWER data. Paper SC/54/IA1 presented to the IWC Scientific Committee, April, Shimonoseki (unpublished), 7pp.

Cui G., Punt A. E., Pastene L. A., and Goto M., 2002: Bayes and empirical Bayes approaches to addressing stockstructure questions using mtDNA data, with an illustrative application to North Pacific minke whales. *J. Cetacean Res. Manage.,* **4**(**2**), 123-134.

Cumberworth S. L., Buckland S. T., and Borchers D. L., 1996: A spatial modelling approach for the analysis of line transect data. Paper SC/48/O12 presented to IWC Scientific Committee, May, Aberdeen (unpublished), 11pp.

David H. A., 1988: The Method of Paired Comparisons, Oxford University Press, New York, 188pp.

Davidson R. R. and Farquhar P. H., 1976: A bibliography on the method of paired comparisons. *Biometrics*, **32**, 241-252.

Dobson A. J., 1990: An introduction to generalized linear models, Chapman and Hall, New York,

174pp.

Dolganova N. T. and Mokrin N. M., unpublished: Features of Japanese flying squid (*Todarodes pacificus*) feeding in the Sea of Japan, Unpublished manuscript, pp. 1-12.

Efron B. and Tibshirani R. J., 1993: An Introduction to the Bootstrap, Chapman and Hall, Ne w York, 436pp.

藤瀬良弘, 2002：鯨類捕獲調査が目指すもの,「鯨類資源の持続的利用は可能か」(加藤秀弘, 大隅清治編), 生物研究社, 東京, pp. 34-44.

Fujise Y., Iwasaki T., Zenitani R. Araki J., Matsuoka K., Tamura T., Aono S., Yoshida T., Hidaka H., Nibe T., and Tohyama D., 1996: Cruise report of the Japanese whale research program under a special permit for North Pacific minke whales in 1995 with the result of a preliminary analysis of data collected. Paper SC/48/NP13 presented to the IWC Scientific Committee, May, Aberdeen (unpublished), 39pp.

古橋正祐, 1987：ハダカイワシ科魚類の分布と食性. 水産海洋研究会報, **51**(**4**), 334-339.

Garner G. W., Amstrup S. C., Laake J. L., Manly B. F. J., McDonald L. L., and Robertson D. G., (eds.) 1999: *Marine mammal survey and assessment methods,* A. A. Balkema Publishers, Netherlands, 287pp.

Goto M. and Pastene L. A., 2000: Population structure in the western North Pacific minke whales based on RFLP and sequencing analyses of mtDNA control region, using data from the 1994 - 1999 JARPN surveys. Paper SC/F2K/J11 presented to the IWC Scientific Committee Workshop to review the Japanese Whale Research Programme under special permit for North Pacific minke whales (JARPN), February, Tokyo (unpublished), 16pp.

後藤睦夫, 上田眞久, 2002：鯨類における遺伝学的手法を用いた系群判別,「鯨類資源の持続的利用は可能か」(加藤秀弘, 大隅清治編), 生物研究社, 東京, pp. 99-105.

Government of Japan, 2000: Research plan for cetacean studies in the western North Pacific under special permit (JARPN II) (Feasibility study plan for 2000 and 2001). Paper SC/52/O1 presented to the IWC Scientific Committee, June, Adelaide (unpublished), 68pp.

長谷川政美, 岸野洋久 1996: 分子系統学, 岩波書店, 東京, 257pp.

Hastie T. J. and Tibshirani R. J., 1990: Generalized Additive Models, Chapman and Hall, London, 335pp.

Hatanaka H. and Miyashita T. 1997: On the feeding migration of Okhotsk Sea - West Pacific stock of minke whales, estimates based on length composition data. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **47**, 557-64.

Hedley S., Buckland S. T., and Borchers D. L., 1999: Spatial modelling from line transect data. *J. Cetacean Res. Manage.,* **1**(**3**), 255-64.

Hiby A. R. and Hammond P. S., 1989: Survey techniques for estimating abundance of cetaceans. *Rep. Int. Whal. Commn.* (**Special issue** Ⅱ), 47-80.

Hilborn R. and Walters C. J., 1992: Quantitative fisheries stock assessment - choice, dynamics and uncertainy -, Chapman and Hall, New York, 570pp.

平松一彦, 1992：最尤法による水産資源の統計学的研究－パラメータ推定とモデル選択－. 遠洋水研報, **29**, 57-114.

平松一彦, 1995: 統計モデルによるCPUEの標準化. 北日本底魚部会報, **28**, 87-97.

平松一彦, 2001: VPA (Virtual Population Analysis), 平成12年度資源評価体制確立推進事業報告書－資源解析手法教科書－, 日本水産資源保護協会, pp. 104-128.

北海道大学水産学部, 1980-98: 海洋調査漁業試験要報, pp. 22－41.

Hopkins J. W., 1954: Incomplete block rank analysis: some taste test results. *Biometrics,* **10**, 391-399.

Horvitz D. G. and Thompson D. J., 1952: A generalization of sampling without replacement from a finite universe. *J. Ameri. Stat. Assoc.,* **47**, 663-685.

堀田秀之, 小川　達, 1955: 海区別カツオの食餌組成について. 東北水研報, **43**, 62-82.

Huggins R. M., 1989: On the statistical analysis of capture experiments. *Biometrika,* **76**, 133-140.

Hunt Jr., G. L., Kato H., and McKinnell S. M., 2000: Predation by marine birds and mammals

in the subarctic North Pacific Ocean. *PICES Sci. Rep.*, **14**, 165pp.

International Whaling Commission, 1999: Report of the Scientific Committee. Annex N: The Revised Management Procedure (RMP) for Baleen Whales. *J. Cetacean Res. Manage.*, **1** (**Suppl.**), 251-258.

International Whaling Commision, 2001: Report of the workshop to review the Japanese Whale Research Programme under Special Permit for North Pacific minke whale (JARPN), Tokyo, 7-10 Feburary 2000. *J. Cetacean Res. Manage.*, **3**(**Suppl.**), 377-398.

International Whaling Commission, 2002a: Report of the Scientific Committee. Annex D: Report of the Sub-Committee on the Revised Management Procedure. *J. Cetacean Res. Manage.*, **4** (**Suppl.**), 93-147. http://www.iwcoffice.org/

International Whaling Commission, 2002b: Report of the Workshop on North Pacific common minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) Implementation Simulation Trials. Paper SC/54/Rep1 presented to the IWC Scientific Committee, April 2002 (unpublished), 59pp.

International Whaling Commission, 2002c: Report of the Scientific Committee. Annex G: Report of the Sub-Committee on the Comprehensive Assessment of Whale Stocks - In-Depth Assessments. *J. Cetacean Res. Manage.*, **4**(**Suppl.**), 192-229. http://www.iwcoffice.org/

International Whaling Commission, 2003: Report of the Scientific Committee. Annex D: Report of the Sub-Committee on the Revised Management Procedure. *J. Cetacean Res. Manage.*, **5** (**Suppl.**), 107-153. http://www.iwcoffice.org/

石村貞夫, 1992: 分散分析のはなし, 東京図書, 東京, 373pp.

巌佐 庸, 1990: 数理生物学入門, HBJ出版局, 東京, 352pp.

Jin K., Speed T. P., Klitz W., and Thomson G., 1994: Testing for segregation distortion in the HLA complex. *Biometrics*, **50**, 1189-1198.

Johnson D. H., 1999: The insignificance of statistical significance testing. *J. Wildlife Manage.*, **63**(**3**), 763-772.

笠松不二男, 2000: クジラの生態, 恒星社厚生閣, 東京, 230pp.

Kasamatsu F. and Tanaka S., 1992: Annual changes in prey species of minke whales taken off Japan 1948-87. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**(**4**), 637-651.

Kashiwagi N. and Yanagimoto T., 1992: Smoothing serial count data through a state-space model. *Biometrics*, **48**, 1187-1194.

Kass R. E. and Raftery A. E., 1995: Bayes factors. *J. Am. Stat. Assoc.*, **90**, 773-95.

Kato H. and Iwasaki T., 1998: Japan progress report on cetacean research May 1997 to March 1998. Paper SC/50/Prog.Rep.Japan presented to the IWC Scientific Committee, April 1998 (unpublished), 18pp.

Kato H., 1999: Japan progress report on cetacean research April 1998 to May 1998. Paper SC/51/Prog.Rep.Japan presented to the IWC Scientific Committee, May 1999 (unpublished), 19pp.

Kato H., 2000: Japan progress report on cetacean research April 1999 to April 2000. Paper SC/52/Prog.Rep.Japan presented to the IWC Scientific Committee, June 2000 (unpublished), 23pp.

加藤光宏, 荻野隆太, 樋田史郎, 三谷 勇, 2000: 関東周辺のマサバの食性について, 関東近海のマサバについて (平成11年の調査および研究成果), pp. 104-109.

Kawasaki T. and Kumagai A., 1984: Food habits of the far eastern sardine and their implication in the fluctuation pattern of the sardine stocks. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1657-1663.

Keeping E. S., 1995: Introduction to Statistical Inference, Dover publications, inc., New York, 451pp.

木立 孝, 1967: 本州太平洋系群カタクチイワシの食性について. 東海区漁場海況概報, **38**, 38-45.

Kishino H., 1986: On parallel ship experiments and the line transect method. *Rep. Int. Whal. Commn.*, **36**, 491-495.

Kishino H., Kasamatsu F., and Toda T., 1988: On the double line transect method. *Rep. Int. Whal. Commn.*, **38**, 273-279.

岸野洋久, 1991: ラインとランセクト・サンプリングによる鯨類のモニタリング, 「鯨類資源の研究と管理」(桜本和美, 加藤秀弘, 田中昌一編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 117-131.

岸野洋久，1999: 生のデータを料理する－統計科学における調査とモデル化－，日本評論社，東京，227pp.

北田修一，2001: 栽培漁業と統計モデル分析，共立出版，東京，335pp.

Kitakado T., 2003: Likelihood approaches for fish population analysis. *Fish. Sci.*, **68** (**Suppl. I**), 105-108.

河野成美，1984: 夏季，北太平洋の亜寒帯境界周辺海域に出現する表層性魚類の分布様式と餌生物の関係，北大水産学部修士論文，142pp.

久野英二，1986: 動物の個体群動態研究法 I －個体数推定法－，共立出版，東京，114pp.

Laake J. L., Buckland S. T., Anderson D. R., and Burnham K. P., 1993: Distance User's Guide, Version 2.0, Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins, CO., 72pp.

Laevastu T. and Larkins H. A., 1981: Marine fisheries ecosystem: Its quantitative evaluation and management. Fishing News Bookes Ltd, Farnham, 162pp.

Link W. A., Cam E., Nichols J. D., and Cooch E. G., 2002: Of bugs and birds: Markov chain Monte Carlo for hierarchical modeling in wildlife research. *J. Wildlife Manage.*, **66**(**2**), 277-291.

槙原　誠，田中　彰，大竹二雄，1980: 昭和53年度さめ新資源開発調査報告書（北太平洋海域），海洋水産資源開発センター報，**17**, 221pp.

Manly B. F. J., 1974: A model for certain types of selection experiments. *Biometrics*, **30**, 281-294.

Manly B. F. J., 1991: Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology, Chapman and Hall, New York, 399pp.

Manly B. F. J., McDonald L. L., and Garner G. W., 1996: Maximum likelihood estimation for the double-count method with independent observers. *J. Agri. Biol. Environ. Stat.*, **1**, 170-189.

Martien K. K. and Taylor B. L., 2000: The limitations of hypothesis testing as a means of demographically delineating independent units, Paper SC/F2K/J3 presented at the JARPN Review Meeting, February, Tokyo (unpublished), 32pp.

松原　望，1992: 統計的決定，日本放送出版協会，東京，166pp.

Matsuda H., Wada T., Takeuchi Y., and Matsumiya Y., 1991: Alternative models for species replacement of pelagic fishes. *Res. Pop. Ecol.*, **33**, 41-56.

Matsuda H., Wada T., Takeuchi Y., and Matsumiya Y., 1992: Model analysis of the effect of environmental fluctuation on the species replacement pattern of pelagic fishes under interspecific competition. *Res. Pop. Ecol.*, **34**, 309-319.

松田裕之，1991: 野生生物の餌料選択と捕食者-被食者系の安定性．中央水研報，**2**, 51-62.

松田裕之，岡村　寛，2002: 生物資源の持続的管理，「生態系とシミュレーション」（楠田哲也，巌佐庸編），朝倉書店，東京，pp. 46-61.

Matsuoka K., Hakamada T., Fujise Y., and Miyashita T., 2000: Distribution pattern of minke whales based on sighting data during the JARPN 1994-1999, Paper SC/F2K/J16 presented to the JARPN review meeting, February, Tokyo (unpublished), 6pp.

Meyer R. and Millar R. B., 1999: BUGS in Bayesian stock assessments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 1078-1086.

McCullagh P. and Nelder J.A., 1989: Generalized Linear Models, 2nd ed., Chapman and Hall, London, 511pp.

蓑谷千凰彦，1987: 統計学の話，東京図書，東京，293pp.

蓑谷千凰彦，1997: 推測統計の話，東京図書，東京，308pp.

蓑谷千凰彦，1998: すぐに役立つ統計分布，東京図書，東京，266pp.

宮下富夫，1990: 鯨類の資源量推定－現状と問題点－，「海の哺乳類　その過去・現在・未来」（宮崎信之，粕谷俊雄編），サイエンティスト社，東京，pp. 167-185.

Miyashita T., 1991: Stocks and abundance of Dall's porpoises in the Okhotsk sea and adjacent waters. Paper SC/43/SM7 presented to the IWC Scientific Committee, May, Reykyavik(unpublished), 24pp.

Miyashita T., Kato H., and Vladimirov V., 2002: Plan for the North Pacific minke whale sighting surveys in the Sea of Okhotsk in 2002, Paper SC/54/RMP9 presented to the IWC

Scientific Committee, April, Shimonoseki (unpublished), 4pp.

Mori M., Butterworth D. S., and Matsuda H., 2002: Comparison of duplicate sighting rate for southern hemisphere whales between the 2nd and 3rd circumpolar surveys of IWC/IDCR-SOWER, Paper SC/54/IA16 presented to the IWC Scientific Committee, April, Shimonoseki (unpublished), 18pp.

Mori M. and Buttreworth D. S., 2003: Consideration of multi-species interactions in the Antarctic ~ An initial model of the minke whale-blue whale - krill interaction, Paper SC/55/SH17 presented to the IWC Scientific Committee, May, Berlin (unpublished), 21pp.

Mori M., Butterworth D. S., Brandao A., Rademeyer R. A., Okamura H., and Matsuda H., 2003: Observer experience and minke whale sighting ability in IWC/IDCR-SOWER surveys. *J. Cetacean Res. Manage.*, **5**(**1**), 1-11.

森下丈二, 2002: なぜクジラは座礁するのか？, 河出書房新社, 東京, 238pp.

Mosteller F., 1951: Remarks on the method of paired comparisons: I. The least squares solution assuming equal standard deviations and equal correlations. *Psychomtrika,* **16**, 3-9.

永田 靖, 吉田道弘, 1997: 統計的多重比較法の基礎, サイエンティスト社, 東京, 187pp.

内藤政治, 村上幸一, 小林 喬, 1977: 北西太平洋亜寒帯水域における外洋性イカ類の成長と食物, 北大水産学部北洋研業績集, **特別号**, 339-351.

中坊徹次, 2003: 系群あれこれ－水産資源学における種内個体群. 資源管理談話会報, **31**, 3-22.

中村和雄, 山下善平, 1983: 鳥による食物選好度の表示. 日本応用動物昆虫学会誌, **27**(**2**), 131-135.

小達和子, 1977: サンマの食性について. 東北水研報, **38**, 75-88.

Ohizumi H., Kuramochi T., Kubodera T., Yoshioka M., and Miyazaki N., 2003: Feeding habits of Dall's porpoises (*Phocoenoides dalli*) in the subarctic North Pacific and the Bering Sea basin and the impact of predation on mesopelagic micronekton. *Deep-Sea Research I,* **50**(**5**), 593-610.

Okamura H., Matsuoka K., Hakamada T., Okazaki M., and Miyashita T., 2001a: Spatial and temporal structure of the western North Pacific minke whale distribution inferred from JARPN samples. *J. Cetacean Res. Manage.,* **3**(**2**), 193-200.

Okamura H., Kiyota M., and Hiramatsu K., 2001b: *Q*uantitative analysis of paired comparison data using the Bradley-Terry model with a normal distribution. *Jap. J. Biometrics,* **21**(**2**), 1-14.

Okamura H., Yatsu A., Miyashita T., and Kawahara S., 2001c: The development of the ecosystem model for the western North Pacific area off Japan, Paper SC/53/O9 presented to the IWC Scientific Committee, July, Hammersmith (unpublished), 36pp.

Okamura H., Mori M., and Matsuoka K., 2002: The possibility of a decrease of $g(0)$due to changed observer behavior on the 3rd circumpolar set of southern hemisphere minke whale surveys. *J. Cetacean Res. Manage.,* **4**(**Suppl.**), 219.

Okamura H., Kitakado T., Hiramatsu K., and Mori M., 2003a: Abundance estimation of diving animals by the double-platform line transect method. *Biometrics,* **59**(**3**), 512-520.

Okamura H., Kitakado T., and Mori M., 2003b: An improved method on line transect sampling in the Antarctic minke whales survey, Paper SC/55/IA5 presented to the IWC Scientific Committee, May, Berlin (unpublished), 20pp.

Okamura H., Yatsu A., and Hiramatsu K., 2003c: Fisheries management based on ecosystem models. - A case study using Ecopath and Ecosim -. *Fish. Sci.,* **68**(**Suppl. I**), 154-157.

Okutani T., 1962: Diet of the common squid, Ommastrephes pacificus landed around Ito port, Shizuoka Prefecture. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.,* **32**, 41-47.

大野 豊, 磯田和男, 1993: 数値計算ハンドブック, オーム社, 東京, 1153pp.

Palka D., 1995: Influences on spatial patterns of Gulf of Maine harbor porpoises, in "Whales, Seals, Fish and Man" (ed. by Blix A. S., Walloe L., and Ultang Ø.), Elsevier, New York, pp. 69-75.

Pauly D., Trites A. W., Capuli E., and Christensen V., 1998: Diet composition and trophic levels

of marine mammals. *ICES J. Mar. Sci.*, **55**, 467-481.

Pauly D., Christensen V., and Walters C., 2000: Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 697-706

Pawitan Y., 2001: In all likelihood: statistical modeling and inference using likelihood, Oxford University Press, New York, 528pp.

Pritchard J. K., Stephens M., and Donnely P., 2000: Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics,* **155**, 945-959.

Punt A. E., Cooke J. G., Borchers D. L., and Strindberg S., 1997: Estimating the extent of additional variance for Southern Hemisphere minke whales from the results of the IWC/IDCR cruises. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **47**, 431-434.

Quang P. X. and Becker E. F., 1997: Combining line transect and double count sampling techniques for aerial surveys. *J. Agri. Biol. Environ. Stat.,* **2**, 230-242.

Quinn T. J., II and Deriso R.B., 1999: Quantitative fish dynamics, Oxford University Press, New York, 542pp.

Raftery A. E., Givens G. H., and Zeh J. E., 1995: Inference from a deterministic population dynamics model for bowhead whales (with discussion). *J. Am. Stat. Assoc.,* **90**, 402-430.

Ramsey F. L., Wildman, V., and Engbring, J., 1987: Covariate adjustment to effective area in variable-area wildlife surveys. *Biometrics*, **43**, 1-11.

Rogers A. R., 1990: Evaluating preference in laboratory studies of diet selection. *Can. J. Zool.,* **68**, 188-190.

Rowley I., Russell, E., and Palmer, M., 1989: The food preferences of cockatoos: an aviary experiment. *Aust. Wildlife Res.,* **68**, 188-190.

坂本慶行，石黒真木夫，北川源四郎，1983: 情報量統計学，共立出版，東京，236pp.

櫻本和美，1996: クジラ類資源の管理とIWC，「クジラに学ぶ」(北原 武編)，成山堂書店，東京，pp. 98-122.

佐藤 信，1985: 統計的官能検査法，日科技連出版社，東京，351pp.

Schwarz G., 1978: Estimating the dimension of a model. *Ann. Statist.,* **6**, 461-464.

Schweder T., 1990: Independent observer experiments to estimate the detection function in line transect sureys of whales. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **40**, 349-355.

Schweder T. and Host G., 1992: Integrating experimental data and survey data to estimate $g(0)$: a first approach. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **42**, 575-582.

Schweder T., Oien N., and Host G., 1993: Estimates of abundance of northeastern Atlantic minke whales in 1989. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **43**, 323-331.

Schweder T., Skaug H. J., Dimakos X. K., Langaas M. and Oien N., 1997: Abundance of northeastern Atlantic minke whales, estimates for 1989 and 1995. *Rep. Int. Whal. Commn.,* **47**, 453-483.

Seber G. A. F., 1982: The estimation of animal abundance and related parameters, 2nd ed., Griffin, London, 654pp.

繁桝算男，1995: 意思決定の認知統計学，朝倉書店，東京，156pp.

白木原国雄，岡村 寛，笠松不二男，(監訳) 2002: 海産哺乳類の調査と評価，鯨研叢書，**9**，(財)日本鯨類研究所，東京，169pp.

Shuntov V. P., Radchenko V. I., Chuchukalo V. I., Efimkin A. Ya., Kuznetsova N. A., Lapko V. V., Poltev Yu. N., and Senchenko I. A., 1993a: Structure of planktonic and nektonic communities in the upper epipelagic zone in the western Bering Sea and Pacific Waters off Kamchatka in the period of anadromous migrations of salmon. *Russian J. Mar. Biol.,* **19(4)**, 231-239.

Shuntov V. P., Radchenko V. I., Chuchukalo V. I., Efimkin A. Ya., Kuznetsova N. A., Lapko V. V., Poltev Yu. N., and Senchenko I. A., 1993b: Structure of planktonic and nektonic communities in the upper epipelagic zone of the Sakhalin-Kuril region in the period of anadromous migrations of salmon. *Russian J. Mar. Biol.,* **19(4)**, 240-247.

Shuntov V. P., Lapko V. V., Nadtpchiy V. V., and Samko Ye. V., 1995: Annual changes in Ichothyocenes of the upper epipelagic zone of

the Sakhalin-Kuril region. *J. Ichthyol.*, **35**(**1**), 32-43.

Skaug H. J., 1997: Perpendicular distance line transect methods based on integrated spatial hazard probability models. *Rep. Int. Whal. Commn.*, **47**, 493-497.

Skaug H. J. and Schweder, T., 1999: Hazard models for line transect surveys with independent observers. *Biometrics*, **55**, 29-36.

Skaug H. J., 2001: Plans for next year's analysis of the NILS 1996-2001 data. Paper SC/53/RMP2 presented to the IWC Scientific Committee, July, Hammersmith (unpublished), 11pp.

Skaug H. J., Oien N., Bothun G., and Schweder T., 2002: Abundance of northeastern Atlantic minke whales for the survey period 1996-2001. Paper SC/54/RMP5 presented to the IWC Scientific Committee, April, Shimonoseki (unpublished), 47pp.

Sokal R. R. and Rohlf F. J., 1995: Biometry, 3rd ed., W. H. Freeman and Company, New York, 887pp.

Sparre P., 1991: Introduction to multispeices virtual population analysis. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **193**, 12-21.

竹内 啓, 藤野和建, 1988: スポーツの数理科学－もっと楽しむための数字の読み方－, 共立出版, 東京, 181pp.

Tamura T. and Ohsumi S., 1999: Estimation of total food consumption by cetaceans in the world's oceans, The Institute of Cetacean research, 16pp.

Tanaka S., 1980: A theoretical consideration on the management of a stock-fishery system by catch quota and on its dynamical properties. *Nipposn Suisan Gakkaishi*, **46**(**12**), 1477-1482.

田中昌一, 1991: 一つのモデル独立型鯨類資源管理方式の提案,「鯨類資源の研究と管理」(櫻本和美, 加藤秀弘, 田中昌一編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 184-197.

田中昌一, 2002a: 南極海ミンククジラの資源調査,「データサンプリング」(神保雅一編), 共立出版, 東京, pp. 57-86.

田中昌一, 2002b: 漁獲努力量とCPUE － 捕鯨をめぐって, 鯨研叢書, **8**, (財)日本鯨類研究所, 東京, 56pp.

丹後俊郎, 2000: 統計モデル入門, 朝倉書店, 東京, 246pp.

Taylor B. L., 2000: Genetic population structure in the western North Pacific minke whale: an analysis of mtDNA data. Paper SC/F2K/J6 presented to the JARPN review meeting, February, Tokyo (unpublished), 4 pp.

Taylor B. L. and Chivers S. J., 2000: An example of the calculation of the statistical power to detect population sub-division in North Pacific minke whales, Paper SC/F2K/J7 presented to the JARPN review meeting, February, Tokyo (unpublished), 12 pp.

寺本 英, 1990: ランダムな現象の数学, 吉岡書店, 京都, 106pp.

寺本 英, 1997: 数理生態学, 朝倉書店, 東京, 183pp.

Thomas L., Laake J. L., Strindberg S., Marques F. F. C., Borchers D. L., Buckland S. T., Anderson D. R., Burnham K. P., Hedley S. L., and Pollard J. H., 2001: Distance 4.0. Beta 4, Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. (Internet homepage address: http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/)

東京大学教養学部統計学教室編, 1991: 基礎統計学I: 統計学入門, 東京大学出版会, 東京, 307pp.

東京大学教養学部統計学教室編, 1992: 基礎統計学Ⅲ: 自然科学の統計学, 東京大学出版会, 東京, 366pp.

豊田 正, 1997: 情報の物理学, 講談社, 東京, 135pp.

Trites A. W., Christensen V., and Pauly D., 1997: Competition between Fisheries and Marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean. *J. North Atlantic Fish. Sci.*, **22**, 173-187.

Trites A. W., Livingston P. A., Vasconcellos M. C., Mackinson S., Springer A. M., and Pauly D., 1999a: Ecosystem change and the decline of marine mammals in the Eastern Bering Sea: testing the ecosystem shift and commercial whaling hypotheses. *Fish. Centre Res. Rep.*, **7**, 100pp.

Trites A. W., Livingston P. A., Vasconcellos M. C., Mackinson S., Springer A. M., and Pauly D., 1999b: Ecosystem considerations and the limitations of ecosystem models in fisheries management: insights form the Bering sea, in

"Ecosystem Approaches for Fisheries Management", Alaska Sea Grant College Program, pp. 609-619.

辻田時美, 1982: デトリタス－海洋水の新しい有機物像－. 海洋科学, **14**(**8**), 466-472.

Ulltang Ø., 1995: Multispecies modeling and management with reference to the insititute of marine research's multispecies model for the Barents Sea, in "Whales, Seals, Fish and Man" (ed. by Blix A. S., Walloe L., and Ultang Ø.), Elsevier, NewYork, pp. 659-670.

(社)海と渚環境美化推進機構, 1999: 平成10年度海の生態系と漁業に関する調査報, 241pp.

University of Alaska Sea Grant, 1999: Ecosystem approaches for fisheries management, University of Alaska Sea Grant, Fairbanks, 738pp.

Venables W. N. and Ripley B. D., 1997: Modern Applied Statistics with S-Plus, 2nd ed., Springer-Verlag, New Yrok, 548pp.

Walters C., Christensen V., and Pauly, D., 1997: Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.,* **7**, 139-172.

Walters C., Pauly D., and Christensen V., 1999: Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems,* **2**, 539-554.

Walters C. J., Kitchell J. F., Christensen V., and Pauly D., 2000: Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: Ecosim II. *Ecosystems,* **3**, 70-83.

山田作太郎, 北田修一, 1997: 生物資源統計学, 成山堂, 東京, 263pp.

谷津明彦, 1995: 南太平洋における外洋表層性魚類の生物地理学的研究, 特にアロツナス*Allothunnus fallai*の生態的役割について. 遠洋水研報, **32**, 1-145.

Yatsu A., Nishida H., Ishida M., Tomosada A., Kinoshita T., and Wada T., 2001: Trajectories of Catch and Stock Abundance of Dominant Small Pelagic Fishes and Common Squid with Some Related Environmental Indices around Japan. *PICES Sci. Rep.,* **18**, 175-178.

Yoshida H., Shirakihara K., Kishino H., and Shirakihara M., 1997: A population size estimate of the finless porpoise, *Neophocaena phocaenoides*, from aerial surveys in Ariake Sound and Tachibana Bay, Japan. *Res. Pop. Ecol.,* **39**, 239-247.

吉田英可, 2002: 鯨類の資源量推定のための飛行機目視調査－スナメリに対する調査－, 「鯨類資源の持続的利用は可能か」(加藤秀弘, 大隅清治編), 生物研究社, 東京, pp. 162-167.

Appendix 1 (3.17) の各項の期待値の和が 1 になることの証明

最初に，次の公式 1 を証明する。

公式 1. $\int_0^\infty [f(x)\exp\{-\int_x^\infty f(y)dy\}]dx = 1-\exp\{-\int_0^\infty f(x)dx\}$

[証明]

$$f(x)\exp\{-\int_x^\infty f(y)dy\} = \frac{d}{dx}[\exp\{\int_\infty^x f(y)dy\}]$$

だから，

$$\int_0^\infty [f(x)\exp\{-\int_x^\infty f(y)dy\}]dx = \int_0^\infty \frac{d}{dx}[\exp\{\int_\infty^x f(y)dy\}]dx$$
$$= \left[\exp\{\int_\infty^x f(y)dy\}\right]_0^\infty = 1-\exp\{-\int_0^\infty f(x)dx\}$$

[証明終]

公式 1 を使って，(3.17) の各項の期待値の和が 1 になること，すなわち

$$\sum_u \iint q_{AB}(x,y,u)dxdy = 1$$

を示すことができる。これは，(3.17) の式が確率密度関数になっていることを意味している。

まず，(3.17) の第 4 項，第 5 項で，後の発見に対する縦距離y_2に関して[0, y_1] の範囲で積分する。このとき，第 4 項は，適当な式変形と公式 1 のもとで，

$$w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_A(x,y_1)\{1-Q_B(x,y_1)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\int_0^{y_1}\frac{\lambda}{v}Q_B(x,y_2)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_2}^{y_1}Q_B(x,y')dy'\right\}dy_2$$
$$= w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_A(x,y_1)\{1-Q_B(x,y_1)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\left[1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^{y_1}Q_B(x,y')dy'\right\}\right]$$

が示される。同様にして，第 5 項は，

$$w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_B(x,y_1)\{1-Q_A(x,y_1)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\left[1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^{y_1}Q_A(x,y')dy'\right\}\right]$$

となる。

第 1 項と第 4 項，第 2 項と第 5 項をそれぞれ足し合わせると，

$$w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_A(x,y_1)\{1-Q_B(x,y_1)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}$$
$$w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_B(x,y_1)\{1-Q_A(x,y_1)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}$$

が得られる。これらをさらに足し合わせて，残った第 3 項を加えると，

$$w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}[Q_A(x,y_1)\{1-Q_B(x,y_1)\}+Q_B(x,y_1)\{1-Q_A(x,y_1)\}$$
$$+Q_A(x,y_1)Q_B(x,y_1)]\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}$$
$$= w_{A\cup B}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_{A\cup B}(x,y_1)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_{y_1}^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}$$

となる。これを再び公式 1 を用いて，y_1で積分すると，

$$w_{A\cup B}^{-1}\left[1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\right\}\right] = w_{A\cup B}^{-1}\times g_{A\cup B}(x)$$

となる。(3.20) より，$g(x)$のxに関する積分はwとなるので，各項の期待値の和が1になることが示せた。
さらに，公式1を用いて，次の公式2を証明することができる。

公式2.

観察者Aの単独発見($u=A$)のときの垂直距離xでの発見確率は，

$$w_{A\cup B}^{-1}\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}(Q_A-Q_{AB})\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^y Q_B(x,y')dy'\right\}dy$$
$$=w_{A\cup B}^{-1}\left[\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_B(x,y)dy\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\right\}\right]$$

となる。

[証明]

$Q_A-Q_{AB}=Q_A-Q_AQ_B=Q_{A\cup B}-Q_B$ より，

$$w_{A\cup B}^{-1}\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}(Q_A-Q_{AB})\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^y Q_B(x,y')dy'\right\}dy$$
$$=w_{A\cup B}^{-1}\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}(Q_{A\cup B}-Q_B)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\left\{\int_0^\infty Q_B(x,y')dy'-\int_y^\infty Q_B(x,y')dy'\right\}\right]dy$$
$$=w_{A\cup B}^{-1}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_B(x,y)dy\right\}\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}(Q_{A\cup B}-Q_B)\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty\{Q_{A\cup B}(x,y')-Q_B(x,y')\}dy'\right]dy$$

最後の式に，公式1を適用すれば，

$$=w_{A\cup B}^{-1}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_B(x,y)dy\right\}\left(1-\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty\{Q_{A\cup B}(x,y)-Q_B(x,y)\}dy\right]\right)$$
$$=w_{A\cup B}^{-1}\left[\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_B(x,y)dy\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\right\}\right]$$

[証明終]

この公式2を用いると，(3.27) を導くことができる。それ故，公式1，公式2を用いることにより，垂直横距離だけのモデルや不完全独立観察者を含むモデルの発見関数に対しても，同様にして各項の期待値の和が1になることを示すことができる。

(3.27) の第4項と第5項の和は，公式1を用いると，

$$w_{A\cup B}^{-1}\left(\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}Q_B(x,y)\left[\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_B(x,y')dy'\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\right]dy\right.$$
$$\left.+\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}Q_A(x,y)\left[\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_A(x,y')dy'\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}\right]dy\right)$$
$$=w_{A\cup B}^{-1}\left[1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_B(x,y)dy\right\}+1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_A(x,y)dy\right\}-\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}(Q_A+Q_B)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}dy\right]$$

となる。最後の式の第3項に，(3.27) の第3項を加えると，

$$w_{A\cup B}^{-1}\left[\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}Q_A(x,y)Q_B(x,y)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}dy-\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}(Q_A+Q_B)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}dy\right]$$
$$=-w_{A\cup B}^{-1}\int_0^\infty \frac{\lambda}{v}Q_{A\cup B}(x,y)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^\infty Q_{A\cup B}(x,y')dy'\right\}dy=-w_{A\cup B}^{-1}\left[1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\right\}\right]$$

が得られる。従って，同時・遅れの区別をしない二重発見の確率は，

$$w_{A\cup B}^{-1}\left[1-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_A(x,y)dy\right\}-\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_B(x,y)dy\right\}+\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_0^\infty Q_{A\cup B}(x,y)dy\right\}\right]$$

となる。これから，導かれるパターン別の発見確率は，

$$q_{AB}(x,u)=w_{A\cup B}^{-1}\begin{cases}\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}Q_B(x,y)dy\right)-\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}Q_{A\cup B}(x,y)dy\right) & u=A\\ \exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}Q_A(x,y)dy\right)-\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}Q_{A\cup B}(x,y)dy\right) & u=B\\ 1-\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}Q_A(x,y)dy\right)-\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}Q_B(x,y)dy\right)+\exp\left(-\frac{\lambda}{v}\int_0^{\infty}Q_{A\cup B}(x,y)dy\right) & u=AB\end{cases}$$

となり，この式はSkaug and Schweder（1999）の発見確率の式に他ならない。すなわち，Okamura *et al.*（2003a）の発見確率は，その特別な場合としてSkaug and Schweder（1999）の発見確率を含むことが分かる。

Appendix 2　3人の観察者によるハザード確率関数の詳細

2人の完全独立観察者と1人の独立観察者の下での発見確率は，次の16のパターンに類別される。

単独観察者による発見：

$$q_{ABC}(x,y,A)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}\{Q_A(x,y)-Q_{AB}(x,y)-Q_{AC}(x,y)+Q_{ABC}(x,y)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_0^{y}Q_B(x,y')dy'+\int_y^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$
$$q_{ABC}(x,y,B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}\{Q_B(x,y)-Q_{AB}(x,y)-Q_{BC}(x,y)+Q_{ABC}(x,y)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_0^{y}Q_A(x,y')dy'+\int_y^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$
$$q_{ABC}(x,y,B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}\{Q_B(x,y)-Q_{AB}(x,y)-Q_{BC}(x,y)+Q_{ABC}(x,y)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_0^{y}Q_A(x,y')dy'+\int_y^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

ここで，$Q_{AB}=Q_AQ_B$，$Q_{ABC}=Q_AQ_BQ_C$ 等の記号を使用した。

同時二重発見：

$$q_{ABC}(x,y,A\times B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}\{Q_{AB}(x,y)-Q_{ABC}(x,y)\}\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\right\},$$
$$q_{ABC}(x,y,B\times C)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}\{Q_{BC}(x,y)-Q_{ABC}(x,y)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_0^{y}Q_A(x,y')dy'+\int_y^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$
$$q_{ABC}(x,y,C\times A)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}\{Q_{CA}(x,y)-Q_{ABC}(x,y)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_0^{y}Q_B(x,y')dy'+\int_y^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$
$$q_{ABC}(x,y,A\times B\times C)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}Q_{ABC}(x,y)\exp\left\{-\frac{\lambda}{v}\int_y^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\right\}$$

遅れ二重発見：

$$q_{ABC}(x,y,A\to B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^2Q_B(x,y_2)\{Q_A(x,y_1)$$
$$-Q_{AB}(x,y_1)-Q_{CA}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{y_2}^{y_1}Q_B(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right]$$

$$q_{ABC}(x,y,A\times C\to B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_B(x,y_2)\{Q_{CA}(x,y_1)-Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{y_2}^{y_1}Q_B(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

$$q_{ABC}(x,y,B\to A)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_A(x,y_2)\{Q_B(x,y_1)-Q_{AB}(x,y_1)-Q_{CB}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{y_2}^{y_1}Q_A(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

$$q_{ABC}(x,y,B\times C\to A)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_A(x,y_2)\{Q_{CB}(x,y_1)-Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{y_2}^{y_1}Q_A(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

$$q_{ABC}(x,y,C\to A)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_A(x,y_2)\{Q_C(x,y_1)-Q_{CA}(x,y_1)-Q_{CB}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{0}^{y_2}Q_B(x,y')dy'+\int_{y_2}^{y_1}Q_{A\cup B}(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

$$q_{ABC}(x,y,C\to B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_B(x,y_2)\{Q_C(x,y_1)-Q_{CA}(x,y_1)-Q_{CB}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{0}^{y_2}Q_A(x,y')dy'+\int_{y_2}^{y_1}Q_{A\cup B}(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

$$q_{ABC}(x,y,C\to A\times B)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^2 Q_{AB}(x,y_2)\{Q_C(x,y_1)-Q_{CA}(x,y_1)-Q_{CB}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{y_2}^{y_1}Q_{A\cup B}(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

$$q_{ABC}(x,y_1,y_2,y_3,C\to A\to B)$$
$$=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^3 Q_B(x,y_3)\{Q_A(x,y_2)-Q_{AB}(x,y_2)\}\{Q_C(x,y_1)-Q_{CA}(x,y_1)-Q_{CB}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{y_3}^{y_2}Q_B(x,y')dy'+\int_{y_2}^{y_1}Q_{A\cup B}(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right],$$

$$q_{ABC}(x,y_1,y_2,y_3,C\to B\to A)$$
$$=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\left(\frac{\lambda}{v}\right)^3 Q_A(x,y_3)\{Q_B(x,y_2)-Q_{AB}(x,y_2)\}\{Q_C(x,y_1)-Q_{CA}(x,y_1)-Q_{CB}(x,y_1)+Q_{ABC}(x,y_1)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{y_3}^{y_2}Q_A(x,y')dy'+\int_{y_2}^{y_1}Q_{A\cup B}(x,y')dy'+\int_{y_1}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right].$$

完全独立観察者A，Bと不完全独立観察者Cの同時二重発見が区別できないときは，例えば，AとA×Cを区別しないでAの単独発見として扱い，上の第1式と第6式の和の発見確率

$$q_{ABC}(x,y,A\cup A\times C)=q_{ABC}(x,y,A)=w_{A\cup B\cup C}^{-1}\frac{\lambda}{v}\{Q_A(x,y)-Q_{AB}(x,y)\}$$
$$\times\exp\left[-\frac{\lambda}{v}\{\int_{0}^{y}Q_B(x,y')dy'+\int_{y}^{\infty}Q_{A\cup B\cup C}(x,y')dy'\}\right]$$

などを用いる（Okamura *et al.*, 2003b）。また，縦距離 y で積分して垂直横距離 x だけが有効なときの発見関数を作ることや，適当な積分によって x，y の区間データだけがある場合の発見関数を作ることが可能である。

Appendix 3 (3.43) の分散公式の導出

(3.43) の$\hat{P}(\hat{\theta})$の漸近分散公式の導出はHuggins (1989) に従う。
パラメータθは既知であるとして，θが与えられたとき，個体数Pのホルビッツ・トンプソン推定量は

$$\hat{P}(\theta)=\sum_{i=1}^{n} a/\{2Lw(\theta_i)\}=\sum_{i=1}^{P} d_i a/\{2Lw(\theta_i)\}=\sum_{i=1}^{P} d_i/q_i \quad ,$$

となる。ここで，d_iは個体iが発見されたとき1，見落とされたとき0となる定義関数である（添字jは煩雑さを避けるため省略した）。$E(d_i)=q_i$より，

$$E(\hat{P})=(a/2L)\sum_{i=1}^{P} E\{d_i/w(\theta_i)\}=P$$

となり，$\hat{P}$は不偏推定量である。

尤度関数を$L(\theta)=\prod_{i=1}^{n} p_i(x\mid\theta)$と書くとき，スコア関数は

$$S(\theta)=d\{\log L(\theta)\}/d\theta=\sum_{i=1}^{P} d_i\times d\{\log L_i(\theta)\}/d\theta=\sum_{i=1}^{P} d_i U_i$$

と書くことができる（Pawitan, 2001）。このとき，

$$E(d_i U_i)=\int\frac{dL_i(\theta)/d\theta}{L_i(\theta)}p_i(x\mid\theta)q_i dx=q_i\frac{d}{d\theta}\int p_i(x\mid\theta)dx=0$$

であるから，$E(d_iU_i)=0$が得られる。

従って，$Cov(d_i,d_j)=0\ (i\neq j)$, $E(d_iU_i)=0$ と $\hat{P}(\theta)-P=\sum_{i=1}^{P}\{(d_i-q_i)/q_i\}$ を使えば，

$$Cov\{S(\theta),\hat{P}(\theta)-P\}=E\left\{\sum_{i=1}^{P} d_iU_i(d_i-q_i)/q_i\right\}=E\left(\sum_{i=1}^{P} d_i^2U_i/q_i\right)-E\left(\sum_{i=1}^{P} d_iU_i\right)=0$$

となる。それ故に，$S(\theta)$と$\hat{P}-P$ はそれぞれ同じ分布からの独立な確率変数の和となり，中心極限定理を用いると，

$$(\{S(\theta)\}^T,\hat{P}-P)^T\sim N\left(\mathbf{0},\begin{pmatrix} I(\theta) & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathrm{var}\{\hat{P}(\theta)\}\end{pmatrix}\right)$$

となる。ここで，$I(\theta)$はフィッシャー情報量である。これより，$S(\theta)\approx -I(\hat{\theta})(\theta-\hat{\theta})$と最尤推定量の漸近不偏性により，近似的に

$$((\hat{\theta}-\theta)^T,\{\hat{P}(\theta)-P\})^T\sim N\left(\mathbf{0},\begin{pmatrix} I(\theta)^{-1} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathrm{var}\{\hat{P}(\theta)\}\end{pmatrix}\right)$$

が得られる。

最尤推定量$\hat{\theta}$が与えられれば，ホルビッツ・トンプソン推定量 (3.41) を得る。テイラー級数展開の1次近似により，

$$\hat{P}(\hat{\theta})-P=\hat{P}(\theta)-P+(\hat{\theta}-\theta)^T[d\hat{P}(\theta)/d\theta]_{\theta^*}.$$

が得られる。ここで，θ^*は$\hat{\theta}$とθの間にある値を持つ。

従って，上で与えられた関係と最尤推定量の漸近正規性を用いると，

$$\hat{P}(\hat{\theta})-P\sim N(0,c(\theta))$$

が成り立つ。ここで，$c(\theta)=[d\hat{P}(\theta)/d\theta]^T I(\theta)^{-1}[d\hat{P}(\theta)/d\theta]+\mathrm{var}\{\hat{P}(\theta)\}$である。

十分大きな n に対して，$c(\theta)$の最初の項は $[d\hat{P}(\theta)/d\theta]^T I(\theta)^{-1}[d\hat{P}(\theta)/d\theta]|_{\theta=\hat{\theta}}$ で，第2項は経験的な推定量 $a^2\sum l_j(\hat{D}_j-\hat{D})^2/L(J-1)$ で代用される。第2項の経験的な推定量は部分トランセクトごとの個体数推定量をランダムサンプルとみなす近似を行っている。この経験推定量は個体群が不均一な分布を示すとき，特に有効である。

次に，個体群が同質で距離以外の共変量によって発見確率が異ならないとすると，(3.41)，(3.43) から古典的な推定量が得られることを示す。ここでは，簡単のため，群れサイズを考えない。発見距離以外の共変量により発見関数が変わらないとき，

$$w(\underline{\theta}_{ij}) = w$$

となる。それ故，密度推定値は，

$$\hat{D} = \frac{1}{2L}\sum_{j=1}^{J}\sum_{i=1}^{n_j}\frac{1}{\hat{w}(\underline{\hat{\theta}}_{ij})} = \frac{1}{2L}\sum_{j=1}^{J}\sum_{i=1}^{n_j}\frac{1}{\hat{w}} = \frac{n}{2L\hat{w}}$$

となり（$n=\Sigma n_j$），これは古典的な推定量（2.11）と一致している。

分散については，簡単のため，$\underline{\theta}=w$とみなしてしまえば，$I(\underline{\theta})^{-1}=\mathrm{var}(w)$で，$dD/d\theta=dD/dw=-n/(2Lw^2)$であるから，(3.43) 式第1項は，

$$\left(\frac{n}{2L\hat{w}^2}\right)^2 \mathrm{var}(\hat{w}) = \hat{D}^2\times CV^2(\hat{w})$$

である。(3.43) 式第2項は，

$$\frac{1}{J-1}\sum_{j=1}^{J}\frac{l_j}{L}(\hat{D}_j-\hat{D})^2 = \frac{1}{J-1}\sum_{j=1}^{J}\frac{l_j}{L}\left(\frac{n_j}{2l_j\hat{w}}-\frac{n}{2L\hat{w}}\right)^2$$

$$= \frac{1}{(2L\hat{w})^2}L\frac{1}{J-1}\sum_{j=1}^{J}l_j\left(\frac{n_j}{l_j}-\frac{n}{L}\right)^2 = \left(\frac{n}{2L\hat{w}}\right)^2\frac{\hat{\mathrm{var}}(n)}{n^2} = \hat{D}^2\times CV^2(n)$$

となる。よって，(3.43) 式から得られる分散は，

$$\hat{\mathrm{var}}(\hat{D}) = \hat{D}^2\cdot\{CV^2(\hat{w})+CV^2(n)\}$$

であり，(2.12) と一致する。それ故，距離以外の共変量を考慮しないときの推定量は古典的なライントランセクト法の推定量に一致することが示せた。

Appendix 4　エコシムのバルネラビリティー・パラメータと嗜好性との関係

(5.5) の中でv_{ij}とa_{ij}の2つが未知のパラメータとなっているが，どちらか一方を決めることにより，他方は自然に決まる。なぜなら，エコパスの推定値を用いて捕食者 j による餌 i の消費量$Q_{ij}=B_j^{EP}\times QB_j\times DC_{ji}$を計算して，エコパスから得られた推定値$B_i^{EP}$，$B_j^{EP}$とともに（ここで，上付き記号$EP$はエコパスの推定値を意味する），(5.5) に代入すると，$C_{ij}=Q_{ij}$ だから，

$$a_{ij} = 2v_{ij}Q_{ij}/(v_{ij}B_i^{EP}B_j^{EP}-Q_{ij}B_j^{EP})$$

となり，v_{ij}を与えれば，a_{ij}が推定されることが分かる。

今，捕食者 j の餌 i に対する嗜好性 π_{ji}は，Manly (1974) に従い，

$$DC_{ji} = \frac{\pi_{ji}B_i^{EP}}{\sum_i \pi_{ji}B_i^{EP}}$$

により与えられると仮定する。ここでは，

$$\sum_i \pi_{ji} = 1$$

という制約条件を置くことにする。

このとき，エコシムシミュレーションのある時点での嗜好性t'_{ji}は，

$$\frac{C_{ij}}{\sum_i C_{ij}} = \frac{\pi'_{ji}B_i}{\sum_i \pi'_{ji}B_i}$$

で表される。このときも，t_{ji}と同様に，

$$\sum_i \pi'_{ji} = 1$$

という制約条件を課す。

C_{ij}の式（5.5）に，上のa_{ij}の式を代入すると，

$$\begin{aligned}
C_{ij}(B_i, B_j) &= a_{ij}v_{ij}B_iB_j/(2v_{ij} + a_{ij}B_j) \\
&= \{2v_{ij}^2Q_{ij}B_iB_j/(v_{ij}B_i^{EP}B_j^{EP} - Q_{ij}B_j^{EP})\}/\{2v_{ij} + 2v_{ij}Q_{ij}B_j/(v_{ij}B_i^{EP}B_j^{EP} - Q_{ij}B_j^{EP})\} \\
&= (2v_{ij}^2Q_{ij}B_iB_j)/\{2v_{ij}(v_{ij}B_i^{EP}B_j^{EP} - Q_{ij}B_j^{EP}) + 2v_{ij}Q_{ij}B_j\} \\
&= v_{ij}Q_{ij}B_iB_j/\{v_{ij}B_i^{EP}B_j^{EP} + Q_{ij}(B_j - B_j^{EP})\}
\end{aligned}$$

となる。 だから，$Q_{ij} = B_j^{EP} \times QB_j \times DC_{ji} = B_j^{EP} \times QB_j \times \{\pi_{ji}B_i^{EP} / \sum \pi_{ji}B_i^{EP}\}$ さらに

$$x_{ij} = \frac{v_{ij}B_i^{EP}}{Q_{ij}}$$

とおくと，エコシムのある時点での嗜好性の式は，

$$\frac{\pi'_{ji}B_i}{\sum_i \pi'_{ji}B_i} = \frac{\dfrac{\pi_{ji}B_i^{EP}}{\sum \pi_{ji}B_i^{EP}} B_j^{EP}QB_jx_{ij}B_iB_j/\{x_{ij}B_i^{EP}B_j^{EP} + (B_j - B_j^{EP})B_i^{EP}\}}{\displaystyle\sum_i \frac{\pi_{ji}B_i^{EP}}{\sum \pi_{ji}B_i^{EP}} B_j^{EP}QB_jx_{ij}B_iB_j/\{x_{ij}B_i^{EP}B_j^{EP} + (B_j - B_j^{EP})B_i^{EP}\}} = \frac{\pi_{ji}x_{ij}B_i/\{x_{ij}B_j^{EP} + (B_j - B_j^{EP})\}}{\sum \pi_{ji}x_{ij}B_i/\{x_{ij}B_j^{EP} + (B_j - B_j^{EP})\}}$$

となる。式を整理すると，

$$\pi'_{ji} = C \times \pi_{ji}x_{ij}/\{x_{ij}B_j^{EP} + (B_j - B_j^{EP})\}$$

ここで，$C = \sum_i \pi'_{ji}B_i / [\sum_i \pi_{ji}x_{ij}B_i/\{x_{ij}B_j^{EP} + (B_j - B_j^{EP})\}]$ である。

x_{ij}はv_{ij}とエコパスの中のパラメータの関数であったから，複数年の嗜好性と個体数の情報があれば，バルネラビリティー・パラメータを推定することが可能となることが分る。

$x_{ij} = x_j$のときは，

$$\pi'_{ji} = C \times \pi_{ji}x_j/\{x_jB_j^{EP} + (B_j - B_j^{EP})\}$$

であるから，iに関係ない項をまとめて，Aとすると，

$$\pi'_{ji} = A \times \pi_{ji}$$

であるが，$\sum \pi'_{ji} = \sum \pi_{ji} = 1$から，$A = 1$となり，

$$\pi'_{ji} = \pi_{ji}$$

となり，嗜好性は一定であることが分かる。逆に，$x_{ij} \neq x_j$のときには，みかけの嗜好性は変化するので，それを用いてx_{ij}，v_{ij}を推定することが可能であろう。

Appendix 5　三陸沖エコパス・モデルのインプットデータの詳細

・鯨類

鯨類は，ミンククジラ，ニタリクジラ，その他のヒゲクジラ類，マッコウクジラ，ツチクジラ，イシイルカ，コビレゴンドウ（タッパナガ），その他のハクジラ類の８つのカテゴリーに分けられた。このうち，ミンククジラ，ニタリクジラ，マッコウクジラはJARPN II予備調査の捕獲対象種である（Government of Japan, 2000）。ツチクジラ，イシイルカ，コビレゴンドウはまたJARPN IIの評価対象であるが，小型捕鯨により捕獲されたサンプルのデータを用いることになっている（Kato and Iwasaki, 1998; Kato, 1999, 2000）。

鯨類のバイオマスのデータは，Government of Japan（2000）のものを用いた。そこでは，５～７月と８～９月の個体数推定値が提示されていたので，２つの推定値の算術平均をそれぞれのバイオマスとみなした。

大型鯨類，小型鯨類のバイオマスあたり生産量（*PB*）は，それぞれ0.02，0.06に決定された。これらの値はTrites *et al.*（1999a）のものと同じである。

消費量（*QB*）はTrites *et al.*（1997）の中の公式

$$Q=365NR$$

を用いて計算した。ここで，*N*は個体数，*R*は体重*W*の個体の日間捕食量で，$R=0.1W^{0.8}$によって与えられる。

摂餌組成は，Hunt *et al.*（2000）の付表10.11，10.12から取られた。この表の情報は主にPauly *et al.*（1998）に基づいていたが，ミンククジラの摂餌組成はFujise *et al.*（1996），イシイルカの摂餌組成はOhizumi *et al.*（2003）を基礎にして作られた。それ故，特にミンククジラとイシイルカに対しては，西部北太平洋の最近の調査結果が取り入れられたものとなっている。Hunt *et al.*（2000）の付表は餌生物を８種類にカテゴリー分けしているが，本稿で構築された三陸沖エコパス・モデルではより多くの具体的な種類の餌が想定されている。そこで，Hunt *et al.*（2000）の餌カテゴリーの比率を関係する具体的な餌種に分配した。例えば，Hunt *et al.*（2000）の付表においてあるクジラが小型浮魚を30%食べていたという結果があった場合には，それ以外に任意の有効な情報がなければ，サンマ，マイワシ，カタクチイワシをそれぞれ10%の比率で食べると仮定した。ミンククジラの餌については，Kasamatsu and Tanaka（1992）や笠松（2000）も参考にした。エコパス作成後，バランスをとるため，データの若干の修正を行った。

捕獲量は1998年から2000年の間に国際捕鯨委員会に提出された最近の日本のプログレスレポートを用いて計算された（Kato and Iwasaki, 1998; Kato, 1999, 2000）。さらに，ミンククジラに対する調査捕獲データが加えられた。イシイルカは冬に漁業が行われ，主に夏のものである目視調査による個体数推定値とは矛盾があるので，暫定的に全捕獲数に夏のオホーツク海と三陸沖の全個体数推定値に対する三陸沖の個体数の比を掛けて補正を行った（Miyashita, 1991）。また，イシイルカにはイシ型イシイルカとリクゼン型イシイルカの２型が知られるが，三陸沖のものはリクゼン型がほとんどであると考えられるので，リクゼン型の数値を採用した。

・海獣類，海鳥類

海獣類の情報はHunt *et al.*（2000）から取られた。PBはTrites *et al.*（1999a）と同じ値を用い，*QB*は上と同じ式$Q=365NR$を用いて計算した。

海鳥類の情報（*B*, *QB*, *DC*など）もまたHunt *et al.*（2000）から抽出した。*PB*はTrites *et al.*（1999a）の情報を用いた。

・魚類

*PB*は基本的に*PB*＝*Z*（全死亡率）＝*F*（漁獲死亡率）＋*M*（自然死亡率）を用いて推定した（Christensen *et al.*, 2000）。漁獲死亡率と自然死亡率は海と渚環境美化推進機構（1999），Trites *et al.*（1999a），フィッシュベース（FishBase：http://www.fishbase.org/search.cfm）を用いて推定された。いくつかの種の*PB*は総食物変換効率（純成長効率）g＝(*P*/*B*)/(*Q*/*B*)を用いて推定した。gは普通0.1から0.3の間にあることが知られている。*QB*は，必要なときは，フィッシュベースの中のプログラムを用いて推定した。

メバチ，メカジキ，カツオ，ヨシキリザメのような高次捕食者のバイオマスは，北海道大学水産学部（1980-98）から得られた。摂餌組成に関する情報は，日本の様々な文献から得られた数値を根拠に作成した（メバチ：河野（1984），メカジキ：谷津（1995），カツオ：堀田，小川（1955）と河野（1984），ヨシキリザメ：槙原ら（1980）と河野（1984））。

イカ類，スケトウダラ，ハダカイワシのバイオマスの情報は，水産庁の資源評価票（http://kokushi.job.affrc.go.jp/digest/shigenlist.htm）やBeamish *et al.*（1999）から得られた。深海性イカ類のバイオマスはEE=0.95と仮定して，エコパスの中で推定した。摂餌組成は，スケトウダラについてはTrites *et al.*（1999a），スルメイルカについてはOkutani（1962）とDolganova and Mokrin（unpublished），ハダカイワシについては古橋（1987），アカイカについては内藤ら（1977）と有元，河村（1998）を用いて構成された。

マサバ，マイワシ，カタクチイワシ，サンマのバイオマスは水産庁の資源評価票から，シマガツオについてはBeryaev and Ivanov（1999）の数字を用いた。摂餌組成は出版された文献（マサバ：加藤ら（2000）と河野（1984），シマガツオ：河野（1984），マイワシ：Kawasaki and Kumagai（1984），カタクチイワシ：木立（1967），サンマ：小達（1977））から集められた。

底棲動物のバイオマスはEE=0.95の仮定のもとエコパスの中で推定された。他のパラメータはTrites *et al.*（1999a）を参考に決められた。

・プランクトン，デトライタス

動物プランクトンのバイオマスは，Shuntov *et al.*（1993a, b and 1995）から推定された。*PB*, *QB*, *DC*はTrites *et al.*（1999a）から取られた。植物プランクトンのバイオマスは，海と渚環境美化推進機構（1999）の情報を用いた。デトライタスのバイオマスはおおざっぱに植物プランクトンのバイオマスに$(2\times10^{16})/(4\times10^{15})$を掛けて計算された（辻田，1982）。

・時系列データ

バルネラビリティー・パラメータ推定のための時系列データとして，1987年から1999年までのマサバ，マイワシ，スルメイカの漁獲率とバイオマスが用いられた（マイワシ，マサバ：Yatsu *et al.*, 2001，スルメイカ：谷津（私信））。それぞれの時系列データのプロットはFig. 14に与えられている。図から，マイワシの相対バイオマスの変化は非常に激しかったが，マサバ，スルメイカは比較的安定しているようにみえる。

和文要旨

キハダ人工種苗の相対成長と尾骨の形成

清水弘文・塩澤　聡（西海区水産研究所石垣支所）

1997年5，6月に日本栽培漁業協会八重山事業場（現(独)水産総合研究センター栽培漁業部八重山栽培漁業センター）で人工ふ化・飼育されたふ化後30日までのキハダ仔稚魚（全長3.1～40.8mm）について相対成長および尾骨の形成過程を明らかにした。成長屈曲点は全長10～15mmにあり，天然魚との間に有意差が認められた。尾骨を構成する骨要素は全長5.75mmで出現し，全長31.50mmで全て出現，その大半が骨化した。

No. 10, 1-7 (2004)

網地結節および脚へのナンバーリング手法の開発

久保　敏（水産工学研究所）

網地で構成された生簀や漁具の水中での挙動に関する数値シミュレーションを行う際，事前の準備として網地の各結節へ識別番号を付し，この番号をもとに計算処理を進める方法が合理的である。ここでは任意形状の網地であっても，外形の形状を指定し定式化された計算を行うのみで，これらの作業が可能となる方法として複素関数の分野で用いられるコーシーの積分公式を応用した手法を試みた。さらに，この結果を海面に係留された生簀に応用した例について報告する。

No. 10, 8-14 (2004)

浅海域に放置した刺網の形状の変化

松下吉樹・本多直人・藤田　薫・渡部俊広
（水産工学研究所）

3種類の刺網を千葉県館山湾奥部の水域に20～37日間設置した。その後潜水観察を行い，羅網した生物と網成りの変化を記録した。刺網には27個体の魚類と甲殻類が設置後14日以内に羅網し，その後は観察されなかった。網目が展開している網の面積は，いずれの刺網も時間経過とともに減少して0となった。これは刺網が持つ漁獲機能のうち，特定の層を遊泳する生物の通路を遮断する機能と，生物を網目に刺させる機能が無くなったことを意味する。

No. 10, 15-17 (2004)

海産哺乳類を中心とした生態系モデリングのための数理統計学的研究

岡村　寛（遠洋水産研究所）

多くの鯨類のように，高度回遊性を持ち，飼育の困難な生物の正確な資源状態を知ることは容易ではない。一方で近年，単一種に基づいた生物種の管理の限界が認識され，生態系全体を考慮した資源評価・管理への需要が高まってきている。生態系モデルは一般に多くの不確実性を被るので，生態系を考慮したアプローチでは，各生物の資源状態をできるだけ正確で精度良く把握する必要がある。また，不確実性の大きいデータから効率よく情報を引き出し，生物資源の状態を正しく把握するためには，統計モデルの活用が重要となる。

本論文の構成は次の通りである。第1章では，過去の海産哺乳類の資源評価・管理の歴史と現状，および近年の水産資源に対する生態系モデル研究の概要を述べた。第2章では，鯨類資源の分布・系群構造把握のための共変量モデルの開発と北太平洋ミンククジラへの適用を行った。北太平洋ミンククジラの空間的な分布，季節的な変動を推定した結果，複数系群が存在するという証拠は得られなかった。密度の季節変動は，ミンククジラの回遊の様子をよく再現しており，本方法の有効性が確認された。回帰モデルを利用した時空間分布の把握は，他の水産資源の分布・回遊の把握にも有効に働くと考えられ，本方法を広く水産生物の動態の分析に応用することが可能である。第3章では，目視調査線上の見落とし率の補正を含む新しい個体数推定法の開発を行い，シミュレーションや実際のデータへの適用により本方法の有効性を確認した。従来の調査線上の発見確率推定法では，発見したクジラの追跡などの調査デザインの変更や，潜水時間に関する外部データの必要性，情報の不完全な使用，近似尤度の使用などいくつかの問題点があった。そのような問題点を改良・修正することにより，柔軟で一般化した推定量を与える方法を開発した。第4章では，鰭脚類の実験データから，定量的に動物の嗜好性を調べる方法の開発を行った。従来のモデルでは，消費量の情報を直接扱えない，1種類の餌のみが利用される全勝データを扱えないなどの欠点により，検出力の低下，偏りの問題が想定されるが，それらの欠点を解消した方法を開発した。さらにパラメータの精度と嗜好性に関するいくつかの仮説を検定するためのシンプルな方法を提示した。第5章では，生態系モデル・エコパスを三陸生態系に適用し，鯨類と漁業の競合関係の検証を行った。パラメータの設定によっては，競合関係の存在が支持され，パラメータの精度の良い推定，不確実性の取り込みの重要性が確認された。最後に，第6章において，本論文で開発した統計モデルの長所・短所，生態系モデル開発の重要性および将来の展望について議論した。

No. 10, 18-100 (2004)

水産総合研究センター研究報告
Bulletin of Fisheries Research Agency

編集委員会
編集委員長　原　一郎
編集委員　松尾　豊，武内智行，奥田邦明，山澤正勝，和田時夫，關　哲夫，
芦田勝朗，中添純一，水野恵介

平成16年3月5日　発　行

発　行　所　独立行政法人　水産総合研究センター
〒236-8648　神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4
Fisheries Research Agency
Fukuura 2-12-4, Kanazawa-ku, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan
http://www.fra.affrc.go.jp

発　行　者　川口恭一

印　刷　所　株式会社 シーケン

ISSN 1346-9894

BULLETIN OF
FISHERIES RESEARCH AGENCY

No. 10
March 2004

Bull.Fish.Res.Agen.

CONTENTS

Orijinal Paper

Allometry and development of caudal skeleton of hatchery-reared yellowfin tuna *Thunnus albacares*
Hirofumi SHIMIZU and Satoshi SHIOZAWA 1

Technical Report

Development of a method for numbering the knots and bars of netting
Satoshi KUBO 8

Short Paper

Time series changes in gillnets abandoned at shallow water
Yoshiki MATSUSHITA, Naoto HONDA, Kaoru FUJITA and Toshihiro WATANABE
..... 15

Doctoral Thesis

A statistical study for ecosystem modeling focused on marine mammals
Hiroshi OKAMURA 18

Abstracts (Japanese) 101